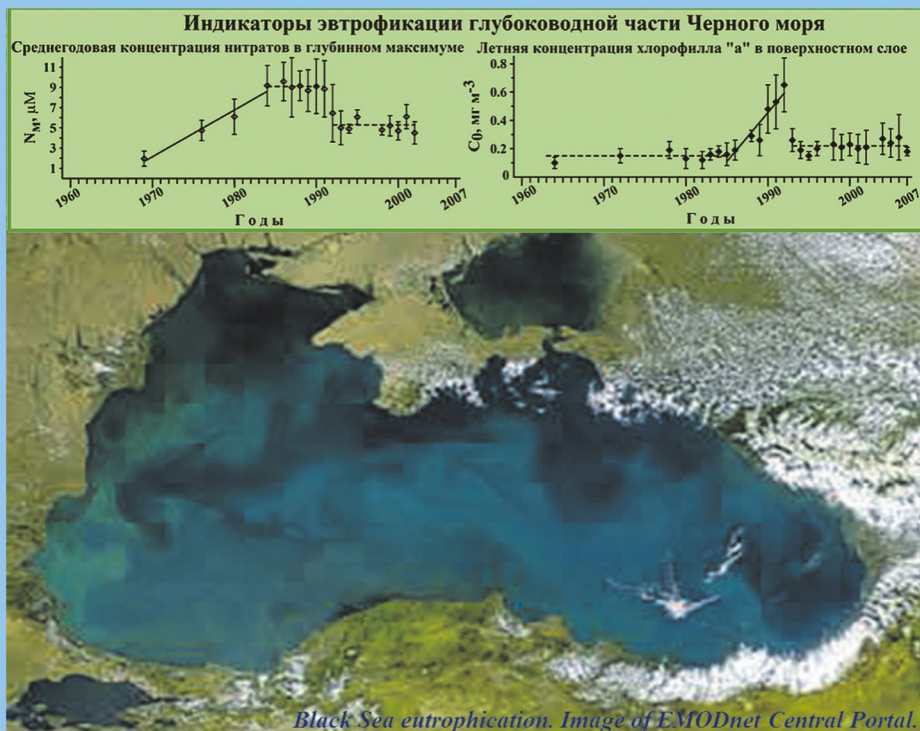


О.А. Юнев, С.К. Коновалов, В. Великова

АНТРОПОГЕННАЯ ЭВТРОФИКАЦИЯ В ПЕЛАГИЧЕСКОЙ ЗОНЕ ЧЕРНОГО МОРЯ:

долговременные тренды, механизмы, последствия



Институт биологии южных морей имени А.О. Ковалевского РАН
Морской гидрофизический институт РАН

A.O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of RAS
Marine Hydrophysical Institute of RAS



O.A. Yunev, S.K. Konovalov, V. Velikova

**ANTHROPOGENIC EUTROPHICATION
IN THE BLACK SEA
PELAGIC ZONE:
long-term trends, mechanisms, consequences**

Moscow
GEOS
2019

О.А. Юнев, С.К. Коновалов, В. Великова

**АНТРОПОГЕННАЯ ЭВТРОФИКАЦИЯ
В ПЕЛАГИЧЕСКОЙ ЗОНЕ
ЧЕРНОГО МОРЯ:**

долговременные тренды, механизмы, последствия

Москва
ГЕОС
2019

УДК 628.19(262.5)
ББК 28.080.1(922.8)
Ю 51

Рецензенты:

академик РАН **В.Н. Егоров**

Институт биологии южных морей А.О. Ковалевского РАН, Севастополь;

доктор географических наук **В.Н. Белокопытов**

Морской гидрофизический институт РАН, Севастополь

Юнев О.А., Коновалов С.К., Великова В.

Антропогенная эвтрофикация в пелагической зоне Черного моря: долговременные тренды, механизмы, последствия / Ин-т биологии юж. морей им. А.О. Ковалевского РАН; Морской гидрофиз. ин-т РАН. Москва: ГЕОС, 2019. 164 с.; 43 л. ил.; 13 табл.; Библиогр.: 352 назв.

ISBN 978-5-89118-790-0

DOI 10.34756/GEOS/2019.16.37827

В монографии обобщены результаты исследования долговременных изменений биологических, гидрохимических и биооптических характеристик, которые являются индикаторами эвтрофикации в пелагической зоне шельфа и глубоководной части Черного моря. На основе этих результатов, а также анализа гидрохимических и физических структур обеих частей моря и их изменений во второй половине 20-го столетия под воздействием природных и антропогенных факторов предложены механизмы эвтрофикации черноморского шельфа и глубоководной части моря. Показана роль изменения гидрометеорологических условий. Представлены расчеты годовой первичной продукции для различных периодов и районов Черного моря, позволившие проследить за изменением трофического статуса бассейна во второй половине 20-го – начале 21-го столетий. Проанализирована роль эвтрофикации в одной из ключевых экологических проблем черноморской экосистемы – неблагоприятных изменениях пищевой сети в пелагиали. На основе этого анализа предлагается механизм системных сдвигов в экосистеме Черного моря, происшедших в начале 1990-х гг., которые определили ее современное состояние. Монография рассчитана на широкий круг специалистов, аспирантов и студентов в области океанографии, гидробиологии и экологии, а также в смежных дисциплинах, связанных с Черным морем.

Yunev O.A., Konovalov S.K., Velikova V.

Anthropogenic eutrophication in the Black Sea pelagic zone: long-term trends, mechanisms, consequences / A.O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of RAS; Marine Hydrophysical Institute of RAS. – Moscow: GEOS, 2019. 164 p.; 43 p. il.; 13 tabl.; Bibliogr.: 352 items.

ISBN 978-5-89118-790-0

DOI 10.34756/GEOS.2019.16.37827

In this book, we summarise results of research on long-term changes of biological, hydrochemical and biooptical properties, which represent indicators of anthropogenic eutrophication in the pelagic zone of the shelf and the open Black Sea. Based on these results and analysis of hydrochemical and physical structures of the shelf and open sea and their changes in the second half of the 20th century under anthropogenic and climatic pressures, eutrophication mechanisms for different parts of the Black Sea have been proposed. The role of the hydrometeorological conditions is demonstrated. Calculations of the rate of annual primary production for various periods and regions of the Black Sea are presented, which allowed tracing of changes in its trophic status in the second half of the 20th century – beginning of the 21st century. The role of eutrophication in one of the key ecological problems of the Black Sea ecosystem – the negative changes in the pelagic trophic web – has been analysed. Based on this analysis, a mechanism of regime shifts is proposed. They occurred in the early 1990s and identified the current status of the sea. We address this book to specialists, graduate students and students in the field of oceanography, hydrobiology and ecology, as well as in related disciplines related to the Black Sea.



Поддержано Учёными советами ФГБУН ИнБЮМ РАН и МГИ РАН.

Издание осуществлено при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований по проекту № 19-15-00004.19. Издание РФФИ не подлежит продаже.

© Коллектив авторов, 2019
© ГЕОС, 2019

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие	9
Глава 1. ОБЩИЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ ОБ АНТРОПОГЕННОЙ ЭВТРОФИКАЦИИ МОРСКИХ ЭКОСИСТЕМ И ЭТАПЫ ИССЛЕДОВАНИЯ ЕЕ МЕХАНИЗМОВ	14
1.1. Начальный этап	21
1.2. Концептуальная модель эвтрофикации прибрежных экосистем ...	24
1.2.1. Стресс-факторы морских экосистем	25
1.2.2. Реакция морских экосистем на их чрезмерное обогащение биогенными веществами	30
1.2.3. Факторы, модулирующие уровень эвтрофикации морских экосистем.....	34
Глава 2. МЕТОДОЛОГИЯ, МАТЕРИАЛ И ПОДХОДЫ К ИССЛЕДОВАНИЮ РАЗЛИЧНЫХ АСПЕКТОВ ЭВТРОФИКАЦИИ ЧЕРНОГО МОРЯ	38
2.1. Выделение суб-районов и их характеристика	38
2.2. Материал и источники данных	41
2.3. Исследование долговременных изменений индикаторов эвтрофикации и механизмов явления	42
2.3.1. Шельф	42
2.3.2. Глубоководная часть моря	44
2.4. Оценка годовой первичной продукции.....	48
Глава 3. МЕХАНИЗМЫ ЭВТРОФИКАЦИИ ЧЕРНОМОРСКОГО ШЕЛЬФА	51
3.1. Тренды индикаторов эвтрофикации	51
3.1.1. Фосфаты и нитраты в поверхностном слое в зимний период	51
3.1.2. Силикаты в поверхностном слое в зимний период	53
3.1.3. Концентрация кислорода в поверхностном слое и на горизонте под термоклином в летний период	54
3.2. Региональные особенности долговременных изменений индикаторов эвтрофикации	57
3.3. Различные фазы эвтрофикации шельфа	60
3.3.1. Первая фаза	61
3.3.2. Вторая фаза	62
3.4. Пост-эвтрофикационный период	67
Глава 4. МЕХАНИЗМЫ ЭВТРОФИКАЦИИ ГЛУБОКОВОДНОЙ ЧАСТИ МОРЯ	70
4.1. Тренды индикаторов эвтрофикации	70
4.1.1. Хлорофилл <i>a</i> в поверхностном слое и параметры его вертикального профиля в летний период	70

4.1.2.	Параметры вертикального профиля нитратов	72
4.1.3.	Глубина видимости диска Секки в летний период	74
4.2.	Особенности долговременных изменений индикаторов эвтрофикации	74
4.3.	Физические характеристики, модулирующие уровень эвтрофикации в глубоководной части моря	80
4.4.	Различные фазы эвтрофикации глубоководной части моря	82
4.4.1.	Первая фаза	82
4.4.2.	Вторая фаза	84
4.5.	Пост-эвтрофикационный период	90
Глава 5.	ИЗМЕНЕНИЕ ТРОФИЧЕСКОГО СТАТУСА ЧЕРНОГО МОРЯ: ОЦЕНКА ВЕЛИЧИН ГОДОВОЙ ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКЦИИ ДЛЯ РАЗЛИЧНЫХ РАЙОНОВ И МЕЖГОДОВЫХ ПЕРИОДОВ	92
5.1.	История вопроса	92
5.2.	Восстановление внутригодовой динамики первичной продукции и оценка ее годовых величин для глубоководной части моря	95
5.2.1.	Начальный период и период интенсивной эвтрофикации	95
5.2.2.	Пост-эвтрофикационный период	97
5.3.	Восстановление внутригодовой динамики первичной продукции и оценка ее годовых величин для различных районов шельфа	100
5.3.1.	Период интенсивной эвтрофикации	100
5.3.2.	Начальный период	104
5.4.	Долговременные изменения годовой первичной продукции	106
5.5.	Изменение трофического статуса бассейна	109
Глава 6.	ВЛИЯНИЕ ЭВТРОФИКАЦИИ НА ТРАНСФОРМАЦИЮ АВТОХТОННОГО ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА В ПИЩЕВОЙ СЕТИ В ПЕЛАГИАЛИ ЧЕРНОГО МОРЯ	113
6.1.	Предисловие	113
6.2.	Долговременные изменения запасов мелких пелагических рыб и биомассы фитопланктона	115
6.3.	Долговременные изменения Q-фактора	117
6.4.	Связь между величиной Q-фактора, конфигурацией пищевой сети в пелагиали и интенсивностью поступления биогенных веществ в море в различные периоды	120
6.4.1.	Дозэвтрофикационный период	121
6.4.2.	Период эвтрофикации	124
6.4.3.	Пост-эвтрофикационный период	130
	Заключение к главам 3–6	135
	Литература	139
	Условные сокращения и обозначения, глоссарий	159

CONTENTS

(English summaries are at the end of each chapter)

Preface	9
Chapter 1. CONCEPTS OF ANTHROPOGENIC EUTROPHICATION IN MARINE ECOSYSTEMS AND STAGES OF ITS MECHA- NISMS INVESTIGATION.....	14
1.1. Initial stage	21
1.2. Conceptual model of coastal ecosystems eutrophication.....	24
1.2.1. Stress-factors of marine ecosystems	25
1.2.2. The reaction of marine ecosystems to their excessive nutrients enrichment	30
1.2.3. Factors that modulate the level of marine ecosystems eutrophication .	34
Chapter 2. METHODOLOGY, MATERIAL AND APPROACHES TO INVESTIGATE DIFFERENT ASPECTS OF THE BLACK SEA EUTROPHICATION	38
2.1. Selection of sub-regions and their characteristics	38
2.2. Material and data sources	41
2.3. Investigation of long-term changes in eutrophication indicators and mechanisms of the phenomenon	42
2.3.1. Shelf	42
2.3.2. Open sea	44
2.4. Evaluation of annual primary production	48
Chapter 3. MECHANISMS OF THE BLACK SEA SHELF EUTROPHICA- TION	51
3.1. Trends of eutrophication indicators	51
3.1.1. Phosphates and nitrates in the surface layer in winter	51
3.1.2. Silicates in the surface layer in winter	53
3.1.3. Oxygen concentration in the surface layer and below the thermo- cline in summer	54
3.2. Regional features of long-term changes in eutrophication indicators ...	57
3.3. Different phases of the shelf eutrophication	60
3.3.1. The first phase.....	61
3.3.2. The second phase.....	62
3.4. Post-eutrophication period	67
Chapter 4. MECHANISMS OF THE OPEN BLACK SEA EUTROPHICA- TION	70
4.1. Trends of eutrophication indicators	70
4.1.1. Chlorophyll <i>a</i> in the surface layer and the parameters of its vertical profile in Summer	70

4.1.2.	Parameters of the nitrates vertical profile	72
4.1.3.	The Secchi disk depth in summer.....	74
4.2.	Features of long-term changes in eutrophication indicators	74
4.3.	Physical characteristics modulating the level of eutrophication in the open sea	80
4.4.	Different phases of the open sea eutrophication	82
4.4.1.	The first phase	82
4.4.2.	The second phase	84
4.5.	Post-eutrophication period	90
Chapter 5.	CHANGE IN THE TROPHIC STATUS OF THE BLACK SEA: EVALUATION OF ANNUAL PRIMARY PRODUCTION VALUES FOR DIFFERENT REGIONS AND INTERANNUAL PERIODS	92
5.1.	Background	92
5.2.	Reconstructing primary production seasonal patterns and evaluation of its annual values for the open sea	95
5.2.1.	Initial period and period of intensive eutrophication	95
5.2.2.	Post-eutrophication period	97
5.3.	Reconstructing primary production seasonal patterns and evaluation of its annual values for different shelf regions	100
5.3.1.	Period of intensive eutrophication	100
5.3.2.	Initial period	104
5.4.	Long-term changes in annual primary production	106
5.5.	Change in the basin trophic status	109
Chapter 6.	INFLUENCE OF EUTROPHICATION ON CHANNELING AUTOCHTONOUS ORGANIC MATTER THROUGH THE BLACK SEA PELAGIC FOOD WEB	113
6.1.	Preface	113
6.2.	Long-term changes in small pelagic fish stocks and phytoplankton biomass.....	115
6.3.	Long-term changes in Q-value	117
6.4.	Linkages between the Q-value, pelagic food web configuration and nutrient loading in different periods	120
6.4.1.	Pre-eutrophication period	121
6.4.2.	Eutrophication period	124
6.4.3.	Post-eutrophication period	130
	Conclusion to Chapters 3-6	135
	References	139
	Abbreviations and glossary.....	159

ПРЕДИСЛОВИЕ

Черное море является самым большим на Земле меромиктическим водоемом, где водная толща постоянно разделена на верхний аэробный слой и нижнюю сероводородную зону. Это происходит благодаря существованию достаточно резкого пикно-галоклина, блокирующего вертикальное перемешивание и поступление кислорода в глубинные слои даже во время интенсивной зимней конвекции. В результате кислород содержат только около 13% его вод (верхний 100–200-метровый слой), тогда как глубинные воды (приблизительно до 2200 м) практически полностью лишены всякой жизни, кроме бактериальной. Более того, относительно небольшие размеры Черного моря, почти полная его замкнутость и тонкий верхний аэробный слой в глубоководных районах определяют низкую устойчивость пелагической экосистемы и ее чрезвычайную чувствительность к климатическим изменениям. Наряду с этим огромные водосборные бассейны рек, превышающие площадь моря более чем в 5 раз, и мощный речной сток, особенно Дуная, делают Черное море удобной мишенью для антропогенного воздействия.

Черное море относится также к числу наиболее изученных морей Мирового океана. Основной объем его исследований выполнен в период с начала 1960-х по начало 1990-х гг. Особенно выделяются 1970-е и 1980-е гг., когда был проведен целый ряд комплексных морских экспедиций, которые позволили получить новые знания об особенностях функционирования черноморской экосистемы. По данным этих экспедиций были опубликованы наиболее значительные отечественные монографии, обобщившие полученные данные на экосистемном уровне: «Экосистемы пелагиали Черного моря» (под ред. М.Е. Виноградова, 1980 г.), «Черное море» (Ю.И. Сорокин, 1982 г.), «Изменчивость гидрофизических полей Черного моря» (под ред. Б.А. Нелепо, 1984 г.), «Современное состояние экосистемы Черного моря» (под ред. М.Е. Виноградова и М.В. Флинта, 1987 г.), «Динамика вод и продуктивность планктона Черного моря» (под ред. В.И. Заца и З.З. Финенко, 1988 г.), «Структура и продукционные характеристики планктонных сообществ Черного моря» (под ред. М.Е. Виноградова и М.В. Флинта, 1989 г.), «Практическая экология морских регионов. Черное море» (под ред. В.П. Кеонджана, А.М. Кудрина и Ю.В. Терехина, 1990 г.), «Изменчивость экосистемы Черного моря: Естественные и антропогенные факторы» (под ред. М.Е. Виноградова, 1991 г.), «Экосистема Чер-

ного моря» (под ред. М.Е. Виноградова, В.В. Сапожникова и Э.А. Шушкиной, 1992 г.).

Социально-экономические изменения в странах Восточной Европы в конце 1980-х – начале 1990-х гг. сопровождались также экологическим коллапсом черноморской экосистемы. В этот период в Черном море наблюдались такие крайне неблагоприятные события, как: драматическое падение запасов мелких пелагических рыб шпрота и хамсы, почти полное исчезновение бентоса в обширных районах шельфа и разрушение огромных площадей уникального «филлофорного поля Зернова» на северо-западном шельфе, потеря видового многообразия фитопланктона, частые и интенсивные цветения отдельных видов водорослей, массовые вспышки численности местной медузы *Aurelia aurita* и гребневика-вселенца *Mnemiopsis leidyi*. Негативные биологические изменения нашли отражение в изменениях биогеохимии черноморской экосистемы – было отмечено значительное увеличение поступления в море биогенных элементов азота и фосфора, тяжелых металлов, пестицидов и гидрокарбонатов, что привело к эвтрофикации и токсичным эффектам, прежде всего на северо-западном шельфе (Ünlüata et al., 1993).

Наиболее ярко сложившееся к концу 1980-х – началу 1990-х гг. состояние Черного моря отражено в названии статьи английского ученого Л. Ми (Мее, 1992): «Черное море в кризисе: требуются соответствующие международные действия», в которой первостепенное беспокойство выражено по отношению к интенсивно развивающейся антропогенной эвтрофикации всей черноморской экосистемы. Этот призыв был услышан международным сообществом, что способствовало созданию международной, междисциплинарной программы для морских наук по исследованию Черного моря (CoMSBlack) при участии причерноморских государств (Болгарии, Российской Федерации, Румынии, Турции, Украины), Вудсхоловского океанографического института (США) и ряда западных научных лабораторий (Ünlüata et al., 1993). Проведение совместных черноморских экспедиций научными судами стран-участниц CoMSBlack и обсуждение полученных в рейсах результатов на международных симпозиумах привели к публикации серии сборников, в которых отражены различные аспекты изменения Черного моря во второй половине 20-го столетия под воздействием флуктуаций климата и антропогенных факторов, включая эвтрофикацию: “Sensitivity to Change: Black Sea, Baltic Sea and North Sea” (eds. E. Ozsoy and A. Mikaelyan, 1997), “Ecosystem Modeling as a Management Tool for the Black Sea” (eds. L. Ivanov and T. Oguz, 1998), “Environmental Degradation of the Black Sea: Challenges and Remedies” (eds. S.T.

Beşiktepe, U. Ünlüata, A.S. Bologna, 1999), “The Eastern Mediterranean as a Laboratory Basin for the Assessment of Contrasting Ecosystems” (eds. P. Malanotte-Rizzole and V.N. Eremeev, 1999).

Кроме того, за последний, более чем 25-летний период были опубликованы десятки работ, в которых в той или иной степени отражались вопросы, посвященные причинам и последствиям антропогенной эвтрофикации как черноморского шельфа, так и глубоководных районов моря. Часть работ полностью посвящена исследованию различных аспектов этого явления, что следует из названий работ (например, Зайцев и др., 1989; Юнев, 2009, 2012; Bodeanu, 1989, 1993; Gomoiu, 1992; Kononov et al., 1999; Moncheva et al., 2001; Yunev, 2011; Yunev et al., 2005, 2007; Zaitsev, 1991, 1992, 1993). Тем не менее оставался нерешенным один из основополагающих, на наш взгляд, вопросов – о механизмах эвтрофикации в различных районах Черного моря. Настоящая работа восполняет этот пробел.

В данной монографии также детально разбирается вопрос об изменении трофического статуса Черного моря во второй половине 20-го столетия – вопрос, в отношении которого в отечественной гидробиологии по настоящее время существуют противоположные точки зрения. Использование в наших исследованиях нового индикатора (отношения суммарных запасов мелких пелагических рыб к биомассе фитопланктона) позволило проследить изменения в структуре пищевой сети в черноморской пелагиали при изменении количества биогенных элементов, поступающих в море. Введение и анализ работы этого индикатора были продиктованы необходимостью анализировать изменения в пищевой сети с использованием небольшого количества параметров – условие, которое является актуальным для современного периода, характеризующегося дефицитом морских экспедиций, а следовательно, дефицитом различных *in situ* данных.

Особо следует отметить высокую значимость для настоящей работы созданных международных, междисциплинарных баз данных для черноморского региона (Халиулин и др., 2016; Ivanov et al., 1998; Maillard et al., 2002), без использования которых выполнение работы было бы невозможным. Авторы настоящей монографии считают своим долгом отметить неоценимый вклад в создание баз данных выдающегося ученого У. Унлуата (Ü. Ünlüata) – директора Института морских наук в Ердемли (Турция) в 1990-х гг., чей блестящий управленческий талант привел к объединению морских ученых из всех прибрежных государств Черного моря по созданию Черноморской базы данных (Black Sea Data Base, 2003) и проведению совместных исследований с ее использованием.

Глава 1

представляет общие сведения об антропогенной эвтрофикации морских экосистем и ее основных отличиях от эвтрофикации пресноводных водоемов, а также сведения о концептуальной модели эвтрофикации прибрежных экосистем, предложенной американским ученым Дж. Клоерном (Cloern, 2001), основные положения которой нашли подтверждение для Черного моря в настоящей работе.

Глава 2

кроме указания основных источников данных и списка индикаторов эвтрофикации, которые были использованы для выяснения механизмов эвтрофикации на шельфе и в глубоководной части моря, включает изложение специальных подходов для анализа долговременных изменений биологических и гидрохимических характеристик, разработанных для минимизирования их пространственной и внутригодовой вариативности в Черном море. В настоящей главе приводится также описание подходов для решения проблемы значительного недостатка измерений суточной первичной продукции современным радиоуглеродным методом в Черном море при анализе ее внутригодовой динамики, по данным которой обычно рассчитывается годовая продукция фитопланктона для различных районов моря и межгодовых периодов.

Главы 3 и 4

описывают анализ долговременных изменений индикаторов эвтрофикации соответственно на шельфе и в глубоководной части моря, представляют возможные механизмы процесса в обеих частях моря с указанием роли в механизмах особенностей физической и гидрохимической структур Черного моря, а также их изменений во второй половине XX столетия в результате воздействия антропогенных и климатических факторов.

В главе 5

анализируются исторические данные по оценкам годовой первичной продукции в Черном море, приводятся ее оценки, выполненные для различных районов моря и трех межгодовых периодов: 1) 1960–1970-е гг., 2) вторая половина 1980-х – начало 1990-х гг. и 3) вторая половина 1990-х – ранние 2000-ые гг. Анализируется также изменение трофического статуса бассейна в период активного антропогенного воздействия на черноморскую экосистему и значительных климатических флуктуаций в регионе.

Глава 6

описывает роль эвтрофикации в одной из ключевых экологических проблем черноморской экосистемы, а именно в неблагоприятных изменениях в пищевой сети в пелагиали. Для этого используется анализ долговременных трендов запасов в Черном море мелких пелагических рыб шпрота и хамсы, биомассы фитопланктона на северо-западном шельфе и в глубоководной части моря, а также анализ изменения нового индикатора (Q-фактора): отношения суммарных запасов мелких пелагических рыб к биомассе фитопланктона. Приводятся также все доступные в литературе данные по долговременным изменениям других, чем мелкие пелагические рыбы и фитопланктон, компонентов пищевой сети в пелагиали Черного моря и предлагается механизм системных сдвигов в черноморской пелагиали, которые наблюдались в начале 1990-х гг. и которые определили ее современное состояние.

В настоящей работе приводятся также общее для глав 3–6 заключение, глоссарий и список принятых сокращений и обозначений, чтобы ее результаты были более понятны читателям без профессиональных знаний в морской экологии, гидробиологии и океанографии.

Глава 1

ОБЩИЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ ОБ АНТРОПОГЕННОЙ ЭВТРОФИКАЦИИ МОРСКИХ ЭКОСИСТЕМ И ЭТАПЫ ИССЛЕДОВАНИЯ ЕЕ МЕХАНИЗМОВ

В конце XX века стало очевидным, что человеческая активность существенным образом изменила землепользование, естественную среду, химию земной атмосферы и воды, скорости и баланс биогеохимических процессов в водных экосистемах (Vitousek et al., 1997). Одним из наиболее заметных видов вторжения человека в естественный ход этих процессов стала его деятельность, которая увеличивала поступление биогенных элементов азота и фосфора в грунтовые и поверхностные воды (Nixon, 1995). В основном это происходило в результате чрезмерного использования удобрений в сельском хозяйстве, увеличения бытовых стоков и стока от животноводческих ферм, увеличения количества газов, поступавших в атмосферу от автомобилей и промышленных предприятий (Nutrients and ..., 2003).

Интенсификация поступления азота и фосфора в морские водоемы во второй половине XX в., при которой биогенные элементы оказывались постоянно в избытке, привела к множеству эффектов (табл. 1.1). Прежде всего следует отметить повышение частоты, интенсивности и пространственной протяженности цветения фитопланктона в прибрежных районах (рис. 1.1), вызванного вспышками развития одного или нескольких видов водорослей (Bodeanu, 1989, 1993; Honjo, 1993; Margalef, 1998; Moncheva et al., 1995; Smayda, 1989; Velikova, 1998; Velikova et al., 1999). В свою очередь, увеличение биомассы фитопланктона и последующее его отмирание интенсифицировали поступление взвешенного органического вещества из зоны фотосинтеза в более глубокие слои, где происходила его бактериальная деструкция, в процессе которой в этих слоях уменьшалась концентрация растворенного в воде кислорода. При определенных условиях в придонном слое на шельфе возникала гипоксия, когда концентрация кислорода становилась менее $2,0 \text{ мл} \cdot \text{л}^{-1}$, что крайне негативно влияло на состояние как пелагических, так и бентосных организмов (так называемые «заморные» явления) (Северо-западная часть..., 2006).

Таблица 1.1. Обобщенная схема эффектов эвтрофикации морских экосистем (Gray, 1992; Richardson, Jorgensen, 1996)

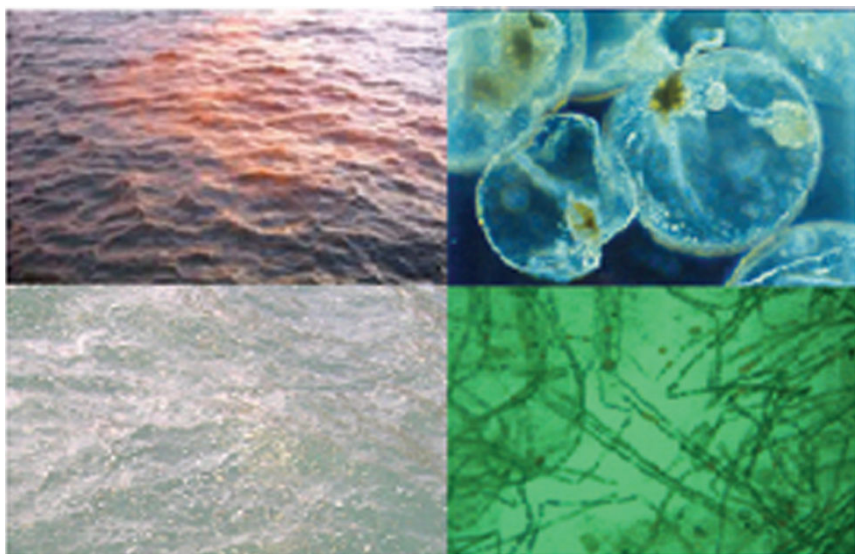


Рис. 1.1. Цветение водорослей *Noctiluca scintillans* и *Nodularia spumigena* соответственно сверху и внизу: слева фото в море, справа под световым микроскопом; *Noctiluca* (<http://www.noaa.gov/>, <https://en.wikipedia.org/wiki/Noctiluca-scintillans>), *Nodularia* (photo of N. Dereziuk)

Fig. 1.1. *Noctiluca scintillans* and *Nodularia spumigena* blooms, correspondingly above and below: the left photo in the sea, the right-under a light microscope

Интенсивные цветения сопровождались не только значительным увеличением суммарной биомассы фитопланктона, но и существенными изменениями его видового и размерного состава. Диатомовые водоросли (рис. 1.2), преобладавшие до второй половины 20-го столетия в фитопланктоне многих морских экосистем, включая и Черное море (Bodeanu, 1989, 1993; Cadee, 1992; Conley et al., 1993; Cooper, 1995; Moncheva et al., 1995; Officer, Ryther, 1980; Radach et al., 1990), поглощали во время цветения растворенные силикаты и после отмирания «переводили» их в донные осадки на шельфе или в анаэробный слой в глубоководной части моря.

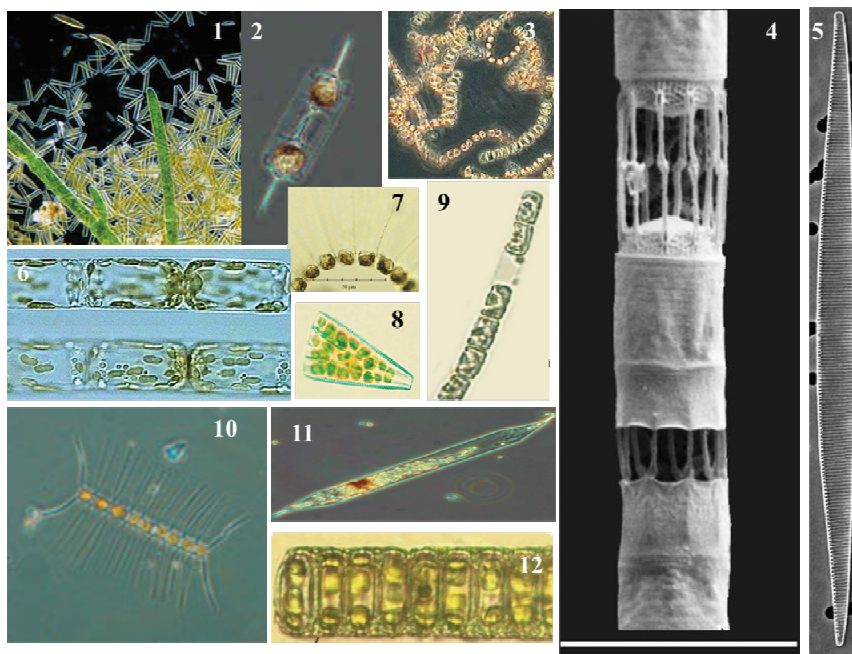


Рис. 1.2. Диатомовые водоросли (Diatoms): 1) *Thalassionema nitzschioides*; 2) *Ditylum brightwellii*; 3) *Chaetoceros socialis*; 4) *Skeletonema costatum*; 5) *Pseudo-nitzschia delicatissima*; 6) *Cerataulina pelagica*; 7) *Chaetoceros curvisetus*; 8) *Licmophora gracilis*; 9) *Detonula confervacea*; 10) *Chaetoceros lorenzianus*; 11) *Pseudosolenia calcar avis*; 12) *Paralia sulcata* (<http://botany.si.edu/projects/algae/links.htm>)

Уменьшение в морской воде содержания кремния при значительном увеличении количества азота и фосфора часто приводило к уменьшению элементных соотношений Si:N и Si:P в воде до величин, не являющихся оптимальными для роста диатомовых водорослей (Kristiansen, Hoell, 2002; Redfield et al., 1963). Обилие азота и фосфора и недостатков

кремния стимулировали изменения в структуре фитопланктонного сообщества, а именно переход от доминирования диатомовых, потребляющих кремний для построения своих скелетов, к преобладанию динофлагеллят (рис. 1.3) и мелкоразмерных видов (рис. 1.4), преимущественно кокколитофорид и жгутиковых, которые не нуждались в кремнии (Sommer et al., 2002).

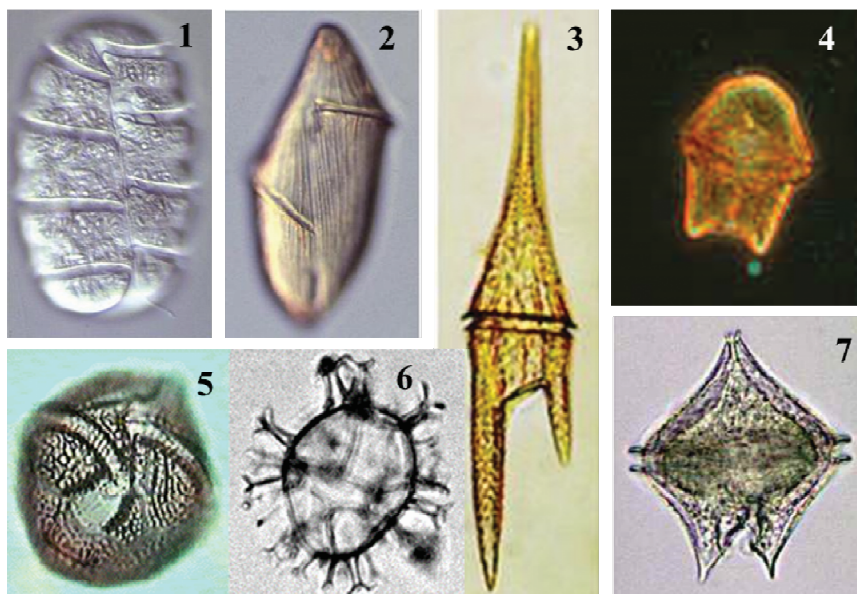


Рис. 1.3. Динофлагелляты (Dinoflagellates): 1) Polykrikos, 2) Gyrodinium, 3) Ceratium, 4) Akashiwo, 5) Gonyaulax, 6) Gonyaulax cyst, 7) Protoperidinium (http://hab.ioc-unesco.org/index.php?option=com_content&view=featured&Itemid=100001)

Большие биомассы фитопланктона (первичного компонента трофической сети в пелагиали) и изменения в его качественном составе, а именно преобладание мелких форм, приводили к увеличению численности бактерио- и микрозоопланктона, меняя соотношение основных трофических цепей (Sommer et al., 2002). При этом усиливалась роль трофической цепи, конечным звеном которой являются желетелые организмы (рис. 1.5), потребляющие микрозоопланктон с большей эффективностью, чем мелкие пелагические рыбы (Parsons, Lalli, 2002). Значительное увеличение биомассы желетелых в трофической сети снижало экологическую эффективность трансформации вещества и энергии в экосистеме в целом (Daskalov, 2002). В результате такая экосистема становилась энергетически неустойчивой, более чувствительной к внешним воздействиям (Velikova, Mihneva, 2005).

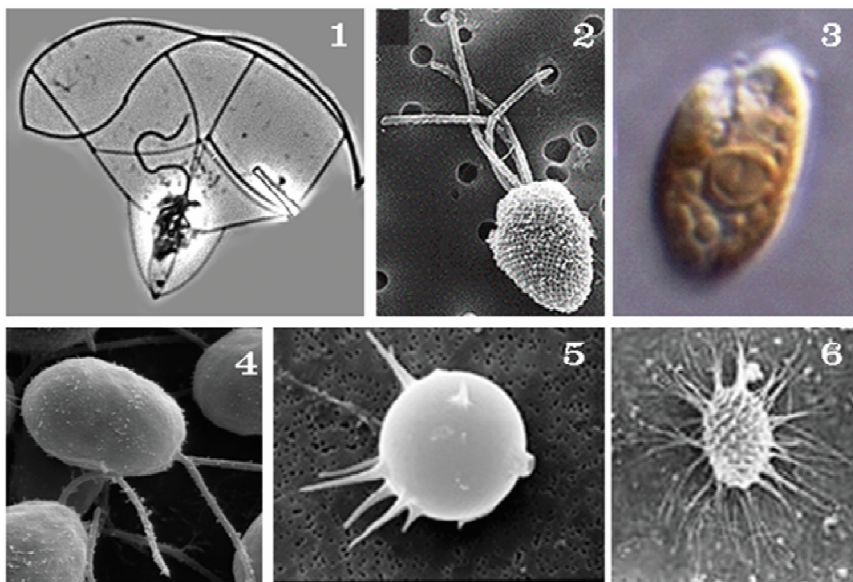


Рис. 1.4. Флагелляты (Flagellates): 1) *Parvicorbicula quadricostata*; 2) *Pyramimonas*; 3) *Rhodomonas salina*; 4) Green algae – *Chlamidomonas*; 5) *Chrysococcus*; 6) *Mallomonas* (<http://www.univ-rouen.fr/M2C/albums/planches-contact/proto-phytes.htm>)

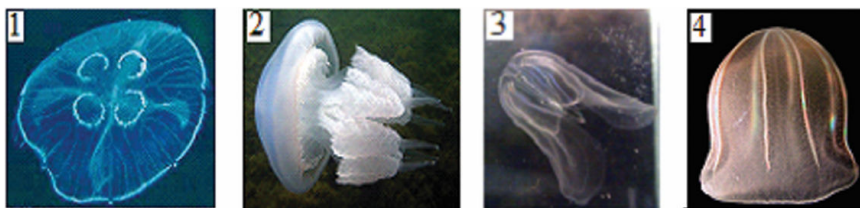


Рис. 1.5. Желетельные организмы (gelatinous species): 1) *Aurelia aurita*, 2) *Rhizostoma pulmo*, 3) *Mnemiopsis leidyi*; 4) *Beroe ovata* (фото Т. Шигановой)

Описанные выше процессы имеют непосредственное отношение к антропогенной эвтрофикации. Первоначально термин «эвтрофикация» использовался для характеристики природного старения озера – явления, когда постепенное насыщение водоема биогенными элементами и органическим веществом приводит к его трансформации в болото (Anderson et al., 2002). В настоящее время термин «эвтрофикация» используется главным образом для обозначения антропогенной (или культурной, или ускоренной) эвтрофикации как пресноводных, так и морских

экосистем (Gray, 1992; Nixon, 1995; Richardson, Jørgensen, 1996; Rosenberg, 1985). Именно в результате человеческой деятельности, существенно обогащающей водную среду биогенными элементами, процесс увеличения трофности водоемов ускоряется в сотни и тысячи раз.

До настоящего времени не существует единственного, всеми принятого определения этого явления. Само слово «эвтрофикация» произошло от двух греческих слов: «eu» – хороший и «trophe» – питание; имея долгую историю в медицине, оно фактически означает «хорошее (или адекватное) питание». Руководствуясь этим значением слова «эвтрофикация» и полагая, что питание человека, животного или экосистемы связано в конечном итоге с количеством органического вещества (энергии), которое доступно для поддержания их метаболических потребностей, С. Никсон (Nixon, 1995) определил эвтрофикацию водных экосистем как **«увеличение скорости поступления органического вещества в экосистему»**.

В то же время можно встретить более подробные определения эвтрофикации, такие как, например, «обогащение водной экосистемы биогенными веществами, вызывающее увеличенный рост водорослей и высших растений, что создает нежелательные нарушения качества воды и баланса присутствующих в ней организмов, и поэтому явление относится к нежелательным эффектам, происходящим от антропогенного обогащения водных экосистем биогенными веществами» (OSPAR, 1998) или «повышенное поступление биогенных веществ и органики, вызывающее изменения первичной продукции, структуры и функционирования биологических сообществ и в результате ведущее к более высокому трофическому состоянию» (Nutrients and..., 2003) и подобные другие определения (Заика, 2003; Andersen et al., 2006; Richardson, Jørgensen, 1996).

Следует отметить, что приведенные выше определения эвтрофикации не противоречат друг другу, однако определение, данное С. Никсоном (Nixon, 1995), которым мы будем руководствоваться в настоящей работе, имеет ряд преимуществ перед остальными. Во-первых, оно короткое и простое, а, главное, оно не смешивает причины и/или последствия явления с самим явлением. Причиной эвтрофикации может быть не только увеличение поступления биогенных элементов азота и фосфора в экосистему (хотя в большинстве случаев именно этот факт является главной причиной явления), но и уменьшение прозрачности воды, изменение времени обновления воды в системе, уменьшение выедания фитопланктона зоопланктоном и т.п., то есть все эти факторы могут быть причиной, но не самим явлением. Ряд других изменений могут быть связаны или даже быть прямым следствием уве-

личенного поступления органического углерода в экосистему (например, изменения видов, гипоксия, смертность рыб и т.п.), но они также не являются самим явлением. Кроме того, в своем определении С. Никсон (Nixon, 1995) также фокусирует внимание на том что: i) эвтрофикация является процессом, изменением (увеличением) метаболических ресурсов, а не трофическим состоянием экосистемы и ii) предложенное определение является нейтральным по отношению к оценке какого-либо трофического состояния экосистемы как «желательного» или «нежелательного» с точки зрения человека.

Таким образом, из вышеприведенного следует, что увеличение скорости поступления органического вещества в водные экосистемы, происходящее в результате активной современной деятельности человека, является серьезной проблемой для их функционирования, нарушая баланс между продукцией и метаболизмом органического вещества в экосистеме (Cloern, 2001). Однако то, что рассматриваемое явление может представлять собой серьезную экологическую проблему для водных систем, стало известно уже в начале 18-го столетия, когда антропогенная эвтрофикация вызвала интенсивное цветение водорослей и дефицит кислорода в ряде европейских озер (Richardson, Jørgensen, 1996). На протяжении более 150 лет воздействие эвтрофикации на водные экосистемы исследовали исключительно лимнологи. Тогда как антропогенная эвтрофикация морских экосистем сама по себе имеет относительно недавнюю историю.

В 1950-е гг. впервые для морских экосистем интенсивное цветение водорослей и падение промысла моллюсков в акватории побережья США объяснили чрезмерным обогащением этих вод биогенными веществами из-за создания на побережье многочисленных утиных ферм (Ryther, 1954). В конце 1970-х гг. Комиссия по охране окружающей среды США провела первый Международный симпозиум по анализу последствий чрезмерного обогащения эстуариев биогенными веществами (Neilson, Cronin, 1981). И только в начале 1990-х гг. пришло понимание того, что антропогенная эвтрофикация стала серьезной проблемой для функционирования многих прибрежных морских экосистем (de Jonge et al., 1994; Eutrophication in..., 1996; Leppakoski, Mihnea, 1996; Mee, 1992; Nixon, 1995; Richardson, Jørgensen, 1996; Zaitsev, 1993). Одной из основных предпосылок необычно высокого обогащения морских водоемов биогенными веществами было признано интенсивное использование удобрений в сельском хозяйстве, начатое повсеместно в мире в 1960-х гг. и получившее название «Зеленой Революции» (Zaitsev, Aleksandrov, 1997).

1.1. Начальный этап

Для ответа на вопрос «Каким образом увеличение поступления биогенных веществ оказывает влияние на функционирование и структуру биотического сообщества пресноводной экосистемы?» лимнологи обычно обращаются к построению достаточно простых функциональных зависимостей «сигнал-ответ». При этом «сигналом», как правило, является увеличение поступающего в экосистему фосфора извне (наиболее вероятного лимитирующего фотосинтез биогенного элемента в пресноводных системах), а первичным «ответом» – увеличение биомассы фитопланктона, первичной продукции и концентрации хлорофилла *a* (Хл *a*). В результате создавались эмпирические модели, построенные на измерениях «сигналов» и «ответов» во многих озерах умеренных широт (Cloern, 2001).

Классическим примером таких моделей является модель Р. Волленвейдера (Vollenweider, 1976), в которой средняя биомасса фитопланктона озер, выраженная в концентрации Хл *a* в поверхностном слое, описывается как функция годового поступления извне фосфора, нормированного на морфометрию озер и время нахождения биогенного элемента в системе. Логарифмическая зависимость «ответа» от «сигнала» объясняла 75% изменений Хл *a* для использованного в этой модели набора данных. Достаточно высокая степень корреляции между «сигналом» и «ответом» в простой модели производила сильное впечатление, и ее положения стали базисом для мероприятий по управлению эвтрофикацией озер (Schindler, 1987).

В ранних экспериментальных работах по эвтрофикации прибрежных морских экосистем с использованием искусственных резервуаров были получены результаты, подобные результатам эмпирической (регрессионной) модели Р. Волленвейдера (Nixon, 1992; Oviatt et al., 1986). Они свидетельствовали, что ответы систем (изменения Хл *a*, первичной продукции или растворенного кислорода) были пропорциональны количеству биогенных веществ, поступающих в резервуар. Схематично результаты эмпирической модели эвтрофикации озер и результаты ранних исследований эвтрофикации прибрежных морских экосистем показаны на рис. 1.6.

Первоначально такой результат давал надежду, что эмпирическая модель эвтрофикации озер может быть применена для морских экосистем. Однако в конце прошлого столетия ученые, проводившие исследования в прибрежных водах, столкнулись с несколькими видами наблюдений, которые не соответствовали схеме, представленной на рис. 1.6. Прежде всего следует отметить, что в большинстве морских

экосистем, в отличие от пресноводных, лимитирующим скорость фотосинтеза биогенным элементом являлся не фосфор, а азот (Oviatt et al., 1995). В морских системах он существенно медленнее по сравнению с фосфором регенерирует из взвешенного органического вещества и с большей эффективностью удерживается в донных осадках морских экосистем, по сравнению с пресноводными.

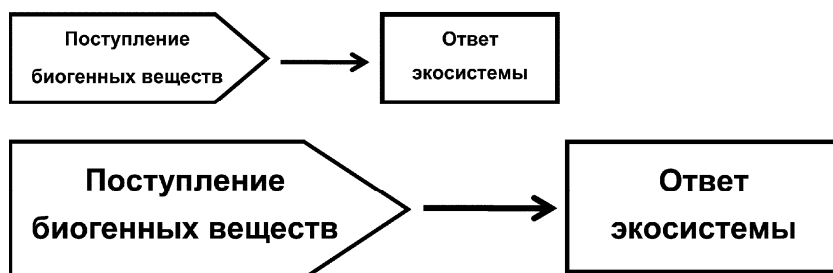


Рис. 1.6. Схематическая диаграмма эмпирической (регрессионной) модели эвтрофикации озер (Cloern, 2001)

Fig. 1.6. Schematic diagram of empirical (regression) model of lakes eutrophication; according to (Cloern, 2001)

С другой стороны, в некоторых исследованиях показано, что в морских системах лимитирующими скорость фотосинтеза могут быть несколько биогенных элементов, включая в дополнение к азоту в первую очередь фосфор и кремний (D'Elia, 1986). Более того, в данном случае немаловажное значение имеет сезонная динамика лимитирования фотосинтеза, как, например, в некоторых эстуариях Америки и Европы (Cloern, 2001), включая придунайский район Черного моря (Ragueneau et al., 2002), где наблюдалось лимитирование фотосинтеза по фосфору весной и по азоту в летние месяцы.

Эмпирическая модель, описывающая изменения биомассы фитопланктона как функцию сельскохозяйственной деятельности в водосборных бассейнах рек для 15 канадских эстуариев, показала результат, отличный от модели для озер (Meeuwing, 1999). Согласно модели для эстуариев, биомассы фитопланктона на единицу поступающего в них азота производилось в 10 раз меньше, чем должно было бы производиться согласно модели для озер. Этот результат свидетельствовал о существовании фундаментальных различий между эстуариями и пресноводными озерами в трансформации поступающих извне биогенных элементов в биомассу водорослей. Кроме того, объединенный массив данных по первичной продукции фитопланктона и поступлению азота, который удалось собрать более чем для 50 эстуариев (Boym, 1996), не показал, в отличие от озер, высокой корреляции между исследованными

ми характеристиками: коэффициент детерминации (R^2) равнялся 0,36 вместо 0,75, который был получен для пресноводных экосистем (Vol-lenweider, 1976). Такой результат по данным исследований, проведенных в различных регионах за последние десятилетия, уже свидетельствовал о том, что лимнологическая модель эвтрофикации не может быть применена к морским экосистемам. Во всяком случае это касалось понимания того, каким образом увеличение поступления биогенных веществ вызывает основной отклик – увеличение биомассы или первичной продукции фитопланктона – в морской экосистеме.

Слабая связь между «сигналом» и «ответом» в эстуариях также свидетельствовала о том, что, несмотря на существование в прибрежных экосистемах связи между процессами поступления азота и эвтрофикацией (выраженной в реакции фитопланктона на это поступление), сама по себе скорость поступления азота может быть слабо связана со скоростью продуцирования водорослей. Другими словами, эти данные показывают, что существуют некоторые эстуарные и прибрежные экосистемы с высокой скоростью поступления азота в систему, но небольшой первичной продукцией и, наоборот, с относительно небольшой скоростью поступления в систему азота, но большой первичной продукцией.

Отклонения в морских экосистемах от эмпирической модели эвтрофикации озер могут быть продемонстрированы на ярком примере, когда наблюдения проводились в двух богатых биогенными веществами эстуариях США – Чесапикском заливе и заливе Сан-Франциско, в которые ежегодно поступает в среднем на акваторию соответственно приблизительно 1,96 и 1,47 молей $N \cdot m^{-2}$ (Boynton et al., 1995). В свою очередь, в Чесапикском заливе концентрация растворенного неорганического азота зимой достигает 100 μM , и это количество поглощается в поверхностном слое в летние месяцы (Cloern, 2001). Концентрация растворенного неорганического фосфора в поверхностном слое в зимние месяцы в этом заливе составляет более 0,5 μM , и затем это количество также поглощается в поверхностном слое в весенне-летний период.

Высокие концентрации биогенных веществ в Чесапикском заливе поддерживают соответственно высокие биомассы фитопланктона (например, среднегодовая концентрация $Хл\ a$ в поверхностном слое в 1997 г. составляла $\sim 13,6\ mg \cdot m^{-3}$) и очень высокую годовую первичную продукцию ($> 400\ g\ C \cdot m^{-2}$) (Malone et al., 1996). В результате столь высокой первичной продукции и соответствующего осаждения большой массы водорослей в условиях летней температурной стратификации придонные воды Чесапикского залива становятся в этот сезон гипоксическими или даже аноксическими (Cloern, 2001). Такая ситуация с увеличением первичной продукции в ответ на высокие скорости по-

ступления биогенных веществ в Чесапикский залив и образующиеся вследствие этого гипоксия и аноксия являются первичным приоритетом для решения задач по охране окружающей среды на уровне как местных общественных, так и общегосударственных научных организаций США (Oxygen dynamics..., 1992).

Совершенно другая ситуация наблюдается в заливе Сан-Франциско, где не было получено аналогичного ответа экосистемы на высокие концентрации биогенных веществ. Концентрация растворенного неорганического фосфора здесь в 10 раз выше, чем в Чесапикском заливе, и средние концентрации растворенного неорганического азота сопоставимы и никогда не опускаются до уровня, который лимитирует рост фитопланктона (Cloern, 2001). Однако средняя биомасса фитопланктона в заливе Сан-Франциско составляла в 1997 г. в единицах $\text{Хл } a$ только $\sim 2,7 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$, а первичная продукция фитопланктона – только около $20 \text{ г С} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{год}^{-1}$ (Alpine, Cloern, 1992), т.е. приблизительно в 20 раз меньше, чем в Чесапикском заливе. Несмотря на то что в залив Сан-Франциско с берега поступает несколько больше азота и фосфора, чем в Чесапикский залив, в придонном слое здесь никогда не наблюдается гипоксии. В результате этого эвтрофикация не является проблемным явлением для данного региона (Cloern, 2001).

Этот контраст биомасс водорослей, первичной продукции, а также содержания кислорода в придонном слое разных экосистем показывает, что могут существовать большие различия среди эстуариев в скоростях потоков, через которые поступающие извне биогенные вещества конвертируются в биомассу водорослей. Логично полагать, что эти различия связаны со свойствами самих экосистем и для их объяснения должно быть привлечено рассмотрение большего числа процессов и факторов, чем это имеет место в эмпирической модели эвтрофикации озер, когда одному «сигналу» соответствует один «ответ» экосистемы (Voltenweider, 1976).

1.2. Концептуальная модель эвтрофикации прибрежных экосистем

В отличие от пресноводных экосистем, где для исследования эвтрофикации на уровне системы в целом могут привлекаться экспериментальные озера с искусственно меняющейся интенсивностью поступления в них биогенных веществ (Schindler, 1987), понимание механизмов эвтрофикации прибрежных районов и эстуариев может прийти только

из анализа результатов долговременных (в течение десятилетий) наблюдений в период, когда концентрация биогенных элементов азота и фосфора в системе увеличивается (Nixon et al., 1986). Основываясь на доступных в литературе результатах наблюдений, проведенных с 1950/1960-х по 1980/1990-е гг., главным образом в прибрежных районах Адриатического, Балтийского, Ирландского, Северного и Черного морей, а также в Брестском, Кильском, Мексиканском, Чесапикском заливах и проливе Каттегат, Дж. Клоерн (Cloern, 2001) предложил концептуальную модель эвтрофикации прибрежных экосистем (рис. 1.7), которая, на наш взгляд, является исчерпывающей иллюстрацией многогранности исследуемого явления.

Следует выделить три фундаментальных отличия представленной концептуальной модели эвтрофикации прибрежных экосистем от эмпирической модели эвтрофикации озер. В модели эвтрофикации прибрежных экосистем присутствуют: 1) набор других, чем чрезмерное поступление биогенных веществ, стресс-факторов, которые потенциально могут изменять морские экосистемы, действуя самостоятельно или во взаимосвязи с чрезмерным поступлением биогенных веществ, 2) вместо одного ответа комплексный набор возможных прямых и не прямых ответов экосистем на чрезмерное поступление в них биогенных веществ и 3) так называемые фильтры – характеристики морских экосистем, которые могут модулировать ответы экосистем на изменение интенсивности поступления в них биогенных веществ.

1.2.1. Стресс-факторы морских экосистем

Прежде всего следует признать, что эвтрофикация прибрежных экосистем в подавляющем большинстве случаев продолжает исследоваться с точки зрения чрезмерного поступления биогенных веществ как изолированный и единственный стресс-фактор экосистем. Однако еще в конце 20-го столетия пришло осознание того, что на состояние прибрежных экосистем влияет целый ряд стресс-факторов (чрезмерное поступление биогенных веществ является только одним из них) (рис. 1.7) и существует большое количество потенциальных и нелинейных взаимодействий между этими стресс-факторами (Breitburg et al., 1999a). Несмотря на то что в настоящее время более или менее известно, как каждый из приведенных на схеме (рис. 1.7) стресс-факторов воздействует на прибрежные экосистемы, слабо изученным остается вопрос об их совместных действиях и ответах экосистем на эти действия.



Рис. 1.7. Схема концептуальной модели эвтрофикации прибрежных экосистем (Cloern, 2001)

Fig. 1.7. Scheme of the conceptual model of coastal ecosystems eutrophication; according to (Cloern, 2001)

Тем не менее имеется достаточное количество исследований, свидетельствующих об особой роли взаимодействий с таким фактором, как изменения климата, который, являясь мощным источником изменений окружающей среды, влияет на все остальные стресс-факторы (Cloern, 2001). Так, например, вызванные изменениями климата значительные поступления биогенных веществ со стоком рек в залив Кинуура (Япония) (Hama, Handa, 1994) или с атмосферными осадками в эстуарии Северной Каролины (США) (Paerl et al., 1990) наиболее вероятно являются причиной цветения фитопланктона и дефицита кислорода в придонном слое. Кроме того, имеются данные, что интенсивность эвтрофикации может ослабляться во время изменений климата, вызывающих, наоборот, уменьшение атмосферных осадков и стока рек (Rask et al., 1999).

Влияние изменений климата на гидрологию и циркуляцию прибрежных вод могло быть причиной серии обширных «красных приливов» и массовой смертности рыб в прибрежных водах Гонконга из-за изменений в Южно-Китайском прибрежном течении во время Эль-Ниньо в 1997–1998 гг., которое препятствовало перемещению в откры-

тую часть океана цветения водорослей *Gymnodinium aureolum*, вызванных, в свою очередь, интенсивным поступлением с берега биогенных веществ (Yin et al., 1999). Причиной необычно интенсивных цветений пикопланктонного вида *Aureococcus anophagefferens*, которые были зафиксированы в некоторых эстуариях Лонг-Айленда (США) в 1985 г., послужил слабый обмен вод эстуариев и океана вследствие аномальных в регионе ветровых условий и ослабления Экмановского переноса водных масс (Vieira, Chant, 1993). Наиболее вероятно, что климатические аномальные явления могли быть также причиной цветения диатомовых водорослей (*Thalassiosira* и *Chaetoceros*) в Неаполитанском заливе в ноябре 1985 г. (Zingone et al., 1995).

Существенное влияние на гидрологический и гидрохимический режимы прибрежных вод в настоящее время оказывает также манипулирование человека речным стоком, например забор речной воды для орошения и постройка многочисленных дамб и водохранилищ, которые создаются при дамбах (Dynesius, Nilsson, 1994). В результате такой деятельности меняется химия рек и морских экосистем, а также изменяются потоки биогенных веществ в эстуарии и прибрежные зоны, способность этих районов ассимилировать биогенные вещества. Ярким примером может служить эффект «искусственного озера» – переход растворенного кремния из эвфотического слоя в донные осадки, что происходит в водохранилищах дамб после цветений и отмирания диатомовых водорослей (Humborg et al., 2000). В результате уменьшается поступление кремния в прибрежную зону и иногда существенным образом, как это имело место на Дунае после постройки многочисленных дамб в 1970-х гг. (Humborg et al., 1997). Уменьшение содержания кремния в воде привело к значительным изменениям элементного соотношения Si:N и соответственно размерной и видовой структуры фитопланктона прибрежных районов Черного моря (Bodeanu, 1993). Похожим образом забор воды и изменение ее потоков через озеро IJssel (Нидерланды) привели к удвоению поступления фосфора и соответственно уменьшению соотношения N:P и увеличению численности токсичной флагеллаты *Phaeocystis* sp. в Северном море (Riegman et al., 1993).

В действительности постройка плотин может вызывать катастрофические последствия для морских экосистем, сопоставимые с их чрезмерным обогащением биогенными веществами. Например, широко-масштабный спуск воды на плотине Арзал вызвал сильную соленостную стратификацию, приведшую к аноксии придонных вод, смертности рыб и полному уничтожению бентосной мегафауны на площади 400 км² в Виленском эстуарии (Франция) в 1982 г. (Rossignol-Strick, 1985). Большие инженерные проекты, такие как: перекрытие дамбой

устья Рейна-Мауса, осушение практически всех приливных болот вокруг залива Сан-Франциско (Nichols et al., 1986), постройка порта в Венецианской лагуне, забор речного стока, приведший к гиперсолёности залива Великая Чиенага в Санта-Марте (Колумбия), создание Ойстершельдского противоштормового барьера преобразили прибрежные экосистемы в этих районах с их первоначального состояния в состояние со значительно увеличенной биомассой водорослей (Sfriso et al., 1993) и измененной видовой структурой фитопланктона (Bakker et al., 1994), а также привели к массовым потерям мангровых зарослей (Perdomo et al., 1998) и мест обитания молоди рыб (Smit et al., 1997).

Не менее мощным видом нарушения естественной среды человеком является глобальный не планированный перенос организмов (наиболее часто это происходит с балластными водами) и негативное влияние этих организмов-пришельцев на функционирование экосистем, что делает заливы, эстуарии и внутренние моря одними из наиболее подверженных разрушению экосистем в мире (Cohen, Carlton, 1995). Экстремальными примерами являются залив Сан-Франциско и Черное море. Залив Сан-Франциско был заселен в начале 1990-х гг. более чем 200 экзотическими видами растений и животных (Cohen, Carlton, 1995), и это заселение продолжалось и далее (Cloern, 2001). В свою очередь, вспышка численности хищного вселенца гребневика *Mnemiopsis leidyi* (рис. 1.5) в Черном море в конце 1980-х – начале 1990-х гг., которая произошла на пике эвтрофикации, называется одной из основных причин катастрофического падения запасов мелких пелагических рыб шпрота и анчоуса, имеющих первостепенную важность для рыболовства Турции (Mee, 1992).

Аналогичные взаимодействия различных стресс-факторов привели к падению запасов гребешка *Pecten maximus* в Брестском заливе: этот ценный вид подвергся угнетающему действию цветения токсичной динофлагелляты *Karenia mikimotoi*, которое ухудшило рост взрослых и выживание молодых организмов (Chauvaud et al., 2000). Кроме того, для гребешка наблюдалась конкуренция за жизненное пространство со стороны моллюска-вселенца *Crepidula fornicata* (Chauvaud, 1998). Местный гребешок *Pecten maximus* более чувствителен к токсичной *Karenia mikimotoi*, чем моллюск-вселенец, и, следовательно, непрямым ответом на чрезмерное обогащение биогенными веществами может быть изменение окружающей среды, которое способствует адаптации вселенца в этой среде.

Рыбный промысел может непосредственно оказывать влияние на падение запасов рыб и это, в свою очередь, влияет на ответы экосистем, находящихся под воздействием чрезмерного обогащения биогенными веществами. Яркими примерами являются более чем пятидеся-

тикатное падение запасов устриц в Чесапикском заливе и упомянутое выше катастрофическое падение запасов мелких пелагических рыб в Черном море во второй половине 20-го столетия соответственно (Rothschild et al., 1994; Mee, 1992). В первом случае падение запасов устриц было связано с их переловом и механическим разрушением окружающей среды, что привело к уменьшению потребления устрицами взвеси и последовавшему увеличению биомассы фитопланктона – реакции экосистемы, подобной той, что происходит от чрезмерного обогащения биогенными веществами (Newell, 1988). В Черном море, наряду с элиминацией крупных хищных рыб до 1970-х гг. и возможным переловом мелких пелагических рыб в 1980-х гг., наиболее вероятными причинами экологического кризиса в конце 1980-х – начале 1990-х гг. называются также: антропогенная эвтрофикация, огромная вспышка численности желтелого прищельца мнемнопсиса и значительные изменения климата (Юнев и др., 2011; Daskalov et al., 2007; Kideyş et al., 2005; Shiganova et al., 2001; Oguz, Velikova, 2010; Velikova, Mihneva, 2005).

Антропогенным стресс-фактором, приобретающим все большее значение, является аквакультура. Интенсивное культивирование рыб и моллюсков в прибрежных водах, которое стало использоваться повсеместно еще в 1990-х гг. (FAO, 2001), может быть причиной нарушения естественной среды в связи с необычно высокими концентрациями и отложением органического вещества, что, в свою очередь, оказывает влияние на процесс осаждения и концентрации кислорода. Например, культивирование моллюсков значительно влияет на цикл азота, увеличивая отложение органического вещества в осадках, уменьшая доступность организмов к кислороду и содействуя диссимиляционному процессу в цикле азота (Cloern, 2001). В лагуне Thau (Франция), которая используется для культивирования устриц, описанные выше процессы уменьшили потери азота на денитрификацию и поэтому сохранили азот для поддержания высокой первичной продукции (Gilbert et al., 1997). Подобным образом донные осадки под культивируемыми мидиями в Верхней Южной бухте, Новая Шотландия (Канада), выделяют большое количество аммония и действуют как источник азота также для поддержания высокой первичной продукции (Hatcher et al., 1994).

Если культивируемые моллюски потребляют природный фитопланктон, то для культивируемых плавниковых рыб используют корма, а, следовательно, эта человеческая активность действует как новый источник биогенных веществ. В районе архипелага Åland (северная Балтика), где выращивают радужную форель (*Oncorhynchus mykiss*), наблюдаются многочисленные симптомы эвтрофикации даже в периоды, когда принимаются меры по очистке сточных вод (Bonsdorff et al.,

1997b). Следовательно, любая человеческая активность, которая является источником биогенных веществ, может быть противопоставлена мерам, контролирующим только один источник азота и фосфора.

Наименее изученным является взаимодействие между токсичными загрязняющими и биогенными веществами, поступающими в морские экосистемы (Fowler, 1990). Несмотря на то что известно о поступлении в прибрежные экосистемы большого количества некоторых промышленных и сельскохозяйственных загрязняющих веществ, например тяжелых металлов, таких как серебро (Sanders, Cibik, 1988), медь (Kuwabara et al., 1989), кадмий, никель, цинк (Luoma et al., 1998), хлорированных углеводородов (ДДТ, полихлорированных дифенилов, Mosser et al., 1972) и гербицидов (атразина и диурона) (Cloern, 2001), существует больше вопросов, чем ответов по взаимодействию этих веществ с азотом и фосфором и реакции экосистем на их совместное поступление в экосистемы. Примером может быть вопрос о существовании связи между увеличением продукции водорослей, стимулированной чрезмерным поступлением биогенных веществ, и изменением общей токсичности загрязняющих веществ, поступающих в прибрежные воды. Вместе с тем следует также отметить, что результаты экспериментальных исследований в мезокосмах предполагают существование такой связи: обогащение биогенными веществами увеличивает биологический ответ на токсичные металлы, нарушая рост и продукцию морской биоты (Breitburg et al., 1999b).

1.2.2. Реакция морских экосистем на их чрезмерное обогащение биогенными веществами

Поскольку в большинстве морских экосистем развитие фитопланктона в доэвтрофикационном периоде лимитировалось биогенными элементами (Howarth, 1988; Richardson, Jørgensen, 1996), среди прямых ответов прибрежных районов на чрезмерное обогащение их азотом и фосфором центральное место, безусловно, должно занимать увеличение биомассы и продукции фитопланктона. Тем не менее, несмотря на очевидность и кажущуюся легкость проверки вышеприведенной концепции, имеется ограниченное число наблюдений, в которых получены отчетливые долговременные тренды характеристик фитопланктона во второй половине 20-го столетия, т.е. в период, характеризующийся увеличением концентрации биогенных элементов во многих морских экосистемах. К таким сериям наблюдений могут быть отнесены изменения: среднегодовых концентраций Хл *a* в прибрежных водах Ирландского и Северного морей соответственно (Allen et al., 1998; Cadée,

1992), средних за десятилетия концентраций Хл *a* в Чесапикском заливе (Harding, Perry, 1997), а также средней за десятилетия биомассы фитопланктона на северо-западном шельфе Черного моря (Bodeanu et al., 1998; Petranu et al., 1999). Вместе с тем следует отметить, что имеются похожие серии долговременных наблюдений по биомассе фитопланктона, например, в заливах Сан-Франциско (Alpine, Cloern, 1992) и Брестском (Le Pape et al., 1996), когда не отмечалось положительных трендов биомассы фитопланктона даже в течение десятилетий увеличения концентрации биогенных веществ.

Кроме того, есть только 4 примера долговременных наблюдений первичной продукции: годовой в прибрежных водах Северной Адриатики (Šolid et al., 1997) и Северного моря (de Jonge, 1990), суточной для летних месяцев в прибрежных водах Балтийского моря (Rydberg et al., 1991) и среднемесечной в проливе Каттегат (Richardson, 1996), показавших во всех случаях ее положительные тренды. Однако имеются данные о многолетних изменениях одного из непрямых ответов экосистем на чрезмерное поступление биогенных веществ, которые также могут свидетельствовать об увеличении первичной продукции. К таким данным относится уменьшение растворенного кислорода в придонном слое, которое наблюдалось, например, в прибрежных районах Балтийского и Адриатического морей (Rosenberg, 1990; Justić et al., 1987), а также в Кильском заливе (Funen County Council, 1991) и проливе Каттегат (The Danish marine..., 1998), что является результатом нескольких последовательных процессов и, в первую очередь, увеличения первичной продукции в эвфотическом слое. В свою очередь, увеличение первичной продукции приводит соответственно к увеличению потока органического вещества из эвфотического в придонный слой и уменьшению концентрации растворенного кислорода в придонном слое, которое происходит в результате интенсификации активности бактерий по минерализации поступающего органического вещества.

Увеличение биомассы и продукции бентосных организмов вследствие увеличения оседания органического вещества из эвфотического слоя в нижележащие слои, подобно концентрации кислорода в придонном слое, также является непрямым ответом морских экосистем на чрезмерное поступление биогенных веществ. Об этом свидетельствуют удвоение биомассы макробентоса в проливе Каттегат с 1973 по 1988 г., когда первичная продукция и биомасса фитопланктона также удвоились (Hagerman et al., 1996), и увеличение макрозообентоса в прибрежных водах Вадденского моря и эстуариях Дании с 1970-х по 1990-е гг., когда наблюдалось увеличение биомасс фитопланктона и микрофитобентоса (Beukema, 1991; Josefson, Rasmussen, 2000).

Увеличение количества органического вещества в пелагиали и бентали увеличивает также пищевые ресурсы для рыб и может приводить к росту их запасов (Gray, 1992). Действительно, некоторые авторы, например (Tatara, 1991; Larsson et al., 1985), делают вывод, что рост результатов рыболовства, который наблюдается во внутренних морях, может быть непосредственно связан с антропогенной эвтрофикацией. Результатом эвтрофикации является и увеличение скорости роста сельди в Балтийском море в 1980-х гг. (Hansson, Rudstam, 1990).

К данным, которые являются косвенным показателем роста первичной продукции, относятся результаты многолетних изменений содержания органического углерода и таких биомаркеров, как двуокись кремния и липиды в колонках донных отложений, что можно видеть на примере наблюдений в Чесапикском заливе (Cornwell et al., 1996; Zimmerman, Canuel, 2000). Это совместно с данными по кислороду свидетельствует о метаболизме органического вещества фитопланктонного происхождения как на поверхности, так и внутри донных отложений, а также о том, что: 1) между пелагической и бентосной составляющими прибрежных экосистем существует тесная связь и 2) ответ экосистемы на чрезмерное обогащение биогенными веществами может быть виден и по изменениям в бентосе (Jørgensen, 1996).

Непрямым ответом прибрежных экосистем на чрезмерное поступление биогенных веществ, которое негативно влияет на среду обитания бентосных растений, является ухудшение световых условий в результате уменьшения прозрачности воды, которое, в свою очередь, часто происходит вслед за увеличением биомассы фитопланктона, как это наблюдалось, например, в Чесапикском заливе (Bonsdorff et al., 1997a), различных прибрежных районах Балтийского моря (Kautsky et al., 1986; Rask et al., 1999; Sanden, Hakansson, 1996; The Danish marine..., 1998) и лагуне Madre (США) (Dunton, 1996). Другим прямым и непрямым ответом морских экосистем на чрезмерное поступление биогенных веществ в виде негативных изменений бентосных растительных сообществ может быть наблюдаемое повсеместно: уменьшение роста zostеры (*Zostera marina*) из-за токсичности аммония (van Katwijk et al., 1997) и морских трав вследствие уменьшения концентрации растворенного в воде кремния (Herman et al., 1996).

Не менее важным, чем увеличение биомассы и первичной продукции фитопланктона, прямым ответом на чрезмерное поступление биогенных веществ является замещение медленнорастущих многолетних макроводорослей и морских трав, которые лучше адаптируются к условиям с низкими концентрациями биогенных веществ, на быстро-растущие, но короткоживущие макроводоросли и пелагические микро-

водоросли, которые лучше адаптируются к высоким концентрациям биогенных веществ (Duarte, 1995; Borum, 1996). Подобный прямой ответ экосистем на чрезмерное поступление биогенных веществ отмечен в: лагунах Туниса и Венеции (Sfriso et al., 1993), урбанизированных заливах Франции (Menesguen, 1992), северо-восточного побережья США (Valiela et al., 1997) и эстуариях западной Австралии (McComb et al., 1981). В свою очередь, эти изменения в растительном сообществе обычно инициируют изменения в условиях проживания животных (Valiela, 1992; Weaver et al., 1997). Например, интенсивный рост макроводорослей мог привести к уменьшению разнообразия морских беспозвоночных, аналогично ответу на интенсивный рост фитопланктона: запасы гребешка (*Argopecten irradians*) фактически исчезли из богатой зоны залива Waquoit (США), когда морская трава заместила на макроводоросли (Valiela, 1992).

Одним из ключевых в исследованиях прибрежных экосистем в настоящее время является вопрос об изменениях элементных соотношений N, P и Si и влиянии этих изменений на доминирование определенных групп водорослей. Особое внимание уделяется соотношениям Si:N и Si:P, поскольку все три элемента потенциально могут лимитировать рост диатомовых водорослей, но человеческая активность приводит к увеличению поступления в прибрежные воды N и P, а не Si. Как правило, серии наблюдений, показывающих увеличение содержания в воде N, также отмечают уменьшение соотношения Si:N. Примером может служить определение Si:N в прибрежных районах Ирландского и Черного морей соответственно (Allen et al., 1998; Cociasu et al., 1996), Брестском заливе (Le Pape et al., 1996) и Немецкой бухте (Radach et al., 1990), в которых эти соотношения, составляющие в 1960-х гг. >1 , падали в 1980-х – 1990-х гг. до ≤ 1 .

Поскольку диатомовые водоросли нуждаются в N и Si в молярном соотношении около 1 (Redfield et al., 1963; Dortch, Whitedge, 1992), падение соотношения Si:N от >1 до ≤ 1 приводит к условиям, когда диатомовые уже не могут эффективно конкурировать с другими классами водорослей, которые имеют небольшие (или не имеют) потребности в Si (Officer, Ryther, 1980; Conley et al., 1993). Действительно, наблюдения в Немецкой бухте (Radach et al., 1990) и на северо-западном шельфе Черного моря (Bodeanu et al., 1998) свидетельствуют, что существенное увеличение концентрации нитратов и также существенное, но уменьшение силикатов и соответственно уменьшение соотношения Si:N до ≤ 1 в 1980-х – 1990-х гг. по сравнению с 1960-ми гг. произошли параллельно с изменением доминирования в фитопланктоне диатомовых водорослей на флагелляты/динофлагелляты.

В свою очередь, изменения элементных соотношений и видового состава фитопланктона часто связаны с изменениями интенсивности и/или продолжительности цветения не диатомовых видов водорослей, некоторые из которых могут быть токсичными для других организмов. Например, уменьшение соотношения N:P ~40 в 1970-х гг. до уровня ниже соответствующего их соотношения по Редфилду (16) в 1980-х гг. в прибрежных районах Северного моря совпало с ростом продолжительности интенсивных цветений токсичной флагелляты *Phaeocystis* sp. (Riegman et al., 1993). Эта флагеллята активно развивается в условиях лимитирования по азоту (Riegman et al., 1992), и вспышки ее численности наблюдались именно когда соотношение N:P стало ниже 16.

Более того, цветения токсичных динофлагеллят, так называемые «красные приливы», стали в последние десятилетия 20-го столетия повсеместными, и в большинстве случаев это происходило в районах с интенсивным поступлением биогенных веществ, например, вдоль южно-африканского побережья между 31.5° и 35° ю.ш. (Horstman, 1981), в Гонконгском заливе (Lam, Ho, 1989), Сето Внутреннем море Японии (Honjo, 1993), Средиземном и Черном морях (Moncheva et al., 1995, 2001) и многих других районах Мирового океана (например, Cloern, 2001). Несмотря на то что цветения токсичных водорослей в принципе являются природным явлением, они стали более частыми и интенсивными именно в десятилетия, когда в прибрежных водах увеличилась эвтрофикация (Margalef, 1998).

Цветение токсичных водорослей может оказывать влияние на репродукционные способности беспозвоночных животных и быть смертельным для рыб. Например, цветение водоросли *Aureococcus anophagefferens* ослабило воспроизводство копеподы *Acartia tonsa* в Мексиканском заливе, лагуне Мадре (США) (Buskey, Stockwell, 1993), а скорость продукции яиц копепод значительно уменьшались во время цветения цианобактерий в Балтийском море (Sellner et al., 1996). Подобным образом цветение вырабатывающей токсины динофлагелляты *Karenia mikimotoi* оказало депрессивное воздействие на рост гребешка *Pecten maximus* в Брестском заливе (Chauvaud et al., 2000).

1.2.3. Факторы, модулирующие уровень эвтрофикации морских экосистем

Отсутствие тесной корреляции между скоростью поступления извне азота и продукцией фитопланктона для объединенного массива данных, полученных в 51 эстуарии (Boerum, 1996), а также существенно различающиеся значения биомасс фитопланктона и первичной про-

дукции и как следствие летней концентрации кислорода в придонном слое двух богатых биогенными веществами эстуариев США (Чесапикском заливе и заливе Сан-Франциско; Alpine, Cloern, 1992; Malone et al., 1996) послужили основанием для введения в концептуальную модель эвтрофикации прибрежных экосистем блока так называемых фильтров (рис. 1.7), который не существовал в эмпирической модели эвтрофикации озер (рис. 1.6). Фильтрами в данном случае являются свойственные каждой морской экосистеме факторы, как правило чаще физические и реже биологические, которые определяют чувствительность экосистемы к изменению интенсивности поступления в нее биогенных веществ (Cloern, 2001).

Биологическим фактором, регулирующим отклик морской экосистемы на чрезмерное поступление биогенных веществ, может быть, например, баланс между скоростью потребления взвешенного органического вещества бентосными организмами (или их численностью) и первичной продукцией фитопланктона в прибрежной зоне (Cloern, 1982). Так, изменения концентрации Хл *a* в датских эстуариях более тесно коррелируют с изменениями биомассы двустворчатых моллюсков, чем с изменением количества поступающих извне биогенных веществ или их концентрацией в системе (Kaas, 1996). Похожий результат был получен в 15 канадских эстуариях: между концентрацией Хл *a* и биомассой моллюсков наблюдалась статистически значимая обратная связь (Meeuwig, 1999), свидетельствующая об очевидном преимуществе влияния питания и численности моллюсков на биомассу фитопланктона по сравнению с влиянием поступления биогенных веществ, даже в богатых биогенными веществами эстуариях. Более того, баланс между продукцией фитопланктона и потерей бентосных организмов может быть нарушен появлением в прибрежной зоне новых бентосных организмов-вселенцев. Например, появление в северной части залива Сан-Франциско азиатского моллюска *Potamocorbula amurensis* стало очевидным в 1987 г., когда стали отмечать более низкие концентрации Хл *a*, а первичная продукция уменьшилась в 5 раз (Alpine, Cloern, 1992).

Одним из основных физических факторов (фильтров), который существенно отличается по значимости для пресноводных и прибрежных морских систем, может быть их реакция на поступление в системы внешней механической энергии в результате приливов и ветровой активности (Nixon, 1988). Воздействие приливов на прибрежные системы (в озерах любых размеров эти воздействия крайне слабые) проявляется в увеличении турбулентной кинетической энергии и, следовательно, увеличении энергии перемешивания придонных и поверхностных вод.

Поскольку в прибрежных системах, в отличие от озер, имеются градиенты солености, которые могут создавать вертикальную плотностную стратификацию, баланс между гидростатическими силами от соленостной стратификации и приливного перемешивания может быть основным физическим фактором, который формирует ответ фитопланктона на чрезмерное поступление биогенных веществ в прибрежную систему (Lucas et al., 1998).

Наиболее вероятно, что различие в амплитуде приливов в Чесапикском заливе и заливе Сан-Франциско является одной из причин различия первичной продукции при высоких концентрациях биогенных элементов (Cloern, 2001). Этим, по-видимому, можно объяснить наиболее значительный ответ фитопланктона на чрезмерное поступление биогенных веществ в водоемах с небольшими приливами, таких как северная половина Мексиканского залива, Балтийское, Адриатическое и Черное моря, где поступающие с берега биогенные вещества и фитопланктон в прибрежной зоне могут дольше оставаться в эвфотическом слое за счет слабого вертикального перемешивания.

Доступность поступающих извне биогенных веществ для фитопланктона в прибрежной зоне может контролироваться также горизонтальными течениями, которые являются другим физическим фактором, контролирующим цветение фитопланктона (Lucas et al., 1999a, b). В свою очередь, горизонтальный транспорт контролируется такими физическими характеристиками, как ветер, батиметрия и сток рек, которые, как и приливы, могут быть отнесены к фильтрам, модулирующим ответ морской экосистемы на меняющееся поступление биогенных веществ извне. Следовательно, прибрежные экосистемы с незначительным горизонтальным транспортом и продолжительным временем обновления вод имеют тенденцию к сохранению поступающих извне биогенных веществ (Nixon et al., 1996) и поэтому имеют менее эффективные фильтры, чем прибрежные экосистемы, где водные массы обмениваются быстро.

Оптические свойства морской воды, которые контролируют доступность света для водных растений, включая фитопланктон, также относятся к физическим фильтрам. Показано, что в некоторых эстуариях годовая первичная продукция более тесно коррелирует с оптическими характеристиками вод, чем с содержанием биогенных веществ (Peterson et al., 1987). Этот физический фактор в определенной степени объясняет также, почему Чесапикский залив более чувствителен к поступлению в него высоких концентраций N и P по сравнению с заливом Сан-Франциско, который имеет большие концентрации взвеси и меньшую прозрачность (Cloern, 2001).

Таким образом, существует достаточно много примеров из разных районов Мирового океана, подтверждающих концептуальную модель эвтрофикации прибрежных экосистем, предложенную Дж. Клоерном (Cloern, 2001). Приведенные выше свидетельства предполагают, что в последующих главах нашей монографии, кроме анализа долговременных изменений характеристик фитопланктона в ответ на чрезмерное поступление биогенных элементов азота и фосфора в Черное море извне, рассмотрим и другие факторы стресса морских экосистем, и долговременные изменения различных биологических, гидрохимических и биооптических характеристик, которые могут быть связаны с эвтрофикацией, а также гидрофизические характеристики и их изменения во второй половине XX – начале XXI в., от которых может зависеть интенсивность эвтрофикации в Черном море.

Chapter 1 provides general information about anthropogenic eutrophication of marine ecosystems and main differences between marine and fresh waters, as well as information on the conceptual model of the coastal eutrophication proposed by the American scientist J. Cloern (Cloern, 2001), which has been confirmed for the Black Sea in the present work.

Глава 2

МЕТОДОЛОГИЯ, МАТЕРИАЛ И ПОДХОДЫ К ИССЛЕДОВАНИЮ РАЗЛИЧНЫХ АСПЕКТОВ ЭВТРОФИКАЦИИ ЧЕРНОГО МОРЯ

Методологической основой исследования различных аспектов эвтрофикации морских экосистем является анализ долговременных изменений характеристик, имеющих прямое отношение к явлению (индикаторов эвтрофикации) и отражающих качественные изменения в экосистеме, происшедшие в результате этого явления (непрямых индикаторов эвтрофикации) (Andersen et al., 2006). К первой группе индикаторов эвтрофикации пелагической зоны относятся характеристики фитопланктона (первичная продукция, биомасса фитопланктона и Хл *a*), а также биогенные вещества нитраты и фосфаты; ко второй группе – видовой и размерный состав фитопланктона, силикаты, аммоний, кислород и глубина видимости диска Секки ($Z_{дс}$).

Наблюдается значительная пространственная вариабельность вышеперечисленных прямых и непрямых индикаторов эвтрофикации в Черном море как между континентальным шельфом и глубоководной частью моря, так и между отдельными районами черноморского шельфа (Северо-западная часть..., 2006; Kopelevich et al., 2002; Yunev et al., 2007). Это может быть маскирующим фактором, влияющим на достоверность результатов исследования долговременных трендов. Поэтому первым этапом при проведении исследования обычно является разделение моря на отдельные суб-районы, в которых такая вариабельность была бы в определенной степени минимизирована.

2.1. Выделение суб-районов и их характеристика

За основу выделения суб-районов (рис. 2.1) были взяты характеристики Черного моря: батиметрия, поверхностные течения, влияние на прибрежные районы различных речных стоков, карты распределения спутникового Хл *a*, а также распределение биогенных веществ на северо-западном шельфе и в глубоководной части (Северо-западная часть..., 2006; Cociasu et al., 1996; Cokacar, Ozsoy, 1998; Kononov, Murray, 2001; Kopelevich et al., 2002; Oguz et al., 1993; Ozsoy, Ünlüata,

1997; Sur et al., 1994, 1996; Ünlüata et al., 1993), которые подробно описаны в работах О.А. Юнева с соавт. (Yunev et al., 2002, 2005, 2007, 2017a, b). Важно отметить, что в результате такого разделения моря, для исследования долговременных трендов индикаторов эвтрофикации имели существенное значение следующие особенности выделенных районов.

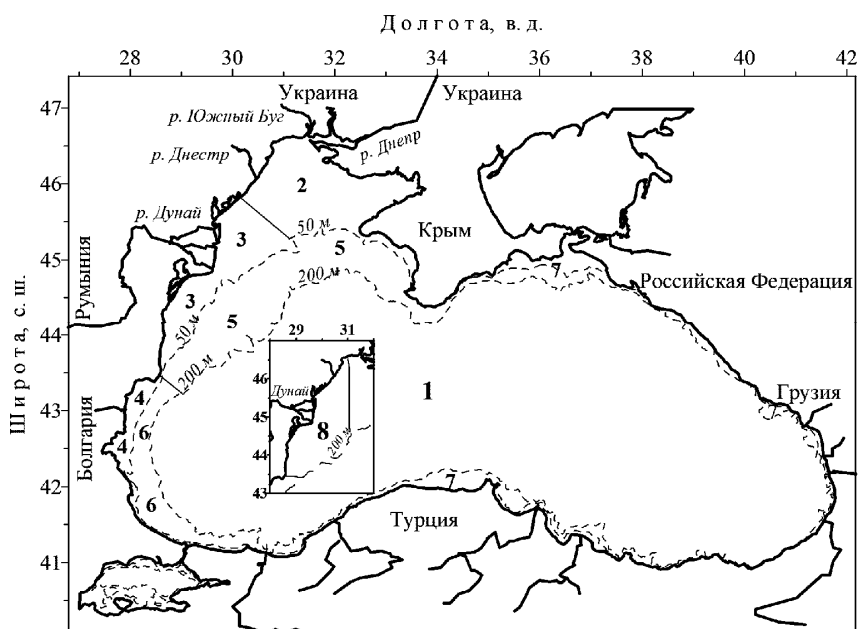


Рис. 2.1. Районы (1–8), выделенные для исследования различных аспектов эвтрофикации Черного моря

Fig. 2.1. Regions (1–8), selected to the study of various aspects of the Black Sea eutrophication

Для Района 1 (глубины >200 м) характерным является изотропное распределение биомассы фитопланктона и Хл *a* в мае–сентябре (Kopelevich et al., 2002; Mikaelyan et al., 2013; Vinogradov et al., 1999a; Yunev et al., 2002) и биогенных веществ в течение года (Kononov, Murray, 2001; Yunev et al., 2002). Это дает возможность проводить осреднение биологических и гидрохимических данных по всей глубоководной части моря и временным интервалам: характеристик фитопланктона с мая по сентябрь и биогенных веществ по всем месяцам года. В свою очередь, на шельфе каждый выделенный район характеризуется значительно меньшей пространственной вариабельностью

характеристик фитопланктона и биогенных веществ по сравнению с данными для черноморского шельфа в целом (Северо-западная часть..., 2006; Kopelevich et al., 2002; Yunev et al., 2007).

Исследование долговременных трендов индикаторов эвтрофикации и соответственно механизмов явления проводилось отдельно для глубоководной части моря (Район 1) и внутренних (глубины <50 м) районов северо-западного и западного шельфов (Районы 2–4). Эти районы черноморского шельфа особенно подвержены антропогенному воздействию благодаря поступлению биогенных веществ со стоком крупных рек. При этом следует отметить, что Район 2 подвержен стоку в основном таких рек, как Днестр, Южный Буг и Днепр. Воды этих рек поступают в Черное море через эстуарии, которые выступают в роли биогеохимических фильтров, существенно изменяющих в воде концентрацию биогенных веществ и элементные соотношения (N:P:Si) до поступления ее на шельф. В то же время Район 3 получает сток главным образом от Дуная, воды которого поступают непосредственно в море через большую дельту. Вследствие доминирования в Основном черноморском течении (ОЧТ) направления против часовой стрелки (Oguz et al., 1993) Район 4 также подвержен стоку Дуная, но в меньшей степени, чем Район 3 (Aubrey et al., 1996).

Расчет годовой первичной продукции и соответственно оценка трофности проводились также отдельно для глубоководной части моря и различных районов шельфа, но в данном случае исследовались как отмеченные выше районы внутреннего шельфа, так и районы внешнего шельфа (глубины 50–200 м) в западной половине моря (Районы 5 и 6), а также весь шельф (глубины 0–200 м) в восточной половине моря (Район 7). Разделение внешнего шельфа в западной половине моря на два района (5 и 6) обусловлено тем, что влияние стока Дуная прослеживается в Районе 6, тогда как его влияние в Районе 5 не обнаруживается (Friedrich et al., 2002). В свою очередь, Район 7 представляет собой узкую полосу вдоль южного, восточного и северо-восточного побережий, которые подвержены влиянию вод Босфора и стока относительно небольших рек, поставляющих в море незначительное количество биогенных веществ антропогенного происхождения (Sur et al., 1996).

Исследование долговременных изменений пищевой сети в пелагиали Черного моря и соответственно изменений биомассы фитопланктона в разные межгодовые периоды проводилось для глубоководной части моря (Район 1) и района шельфа, ограниченного 31° в.д., 43,5° с.ш. и 200-метровой изобатой (Район 8), который является наиболее продуктивным (вследствие значительного поступления в него биогенных веществ со стоком Дуная и Днестра), и, следовательно, можно пола-

гать, наиболее предпочтительным для питания мелких пелагических рыб (МПР) районом Черного моря. Кроме того, для этой части черноморского шельфа имеются доступные литературные данные по различным компонентам пищевой сети в пелагиали благодаря многочисленным исследованиям, в которых принимали участие практически все причерноморские страны (Black Sea Data Base, 2003).

2.2. Материал и источники данных

Набор параметров, которые являлись базисными для исследования механизмов эвтрофикации в пелагической зоне на шельфе и в глубоководной части Черного моря, был различным, что в значительной степени определялось доступностью данных для анализа их долговременных изменений. Для шельфа нами были взяты биогенные вещества (нитраты, фосфаты, силикаты) и кислород, для глубоководной части моря – Хл *a*, нитраты и глубина видимости диска Секки. Дополнительно, в качестве экспертной оценки, привлекались также опубликованные результаты исследований с использованием других индикаторов эвтрофикации, которые, однако, являлись средними величинами для небольших межгодовых периодов или были доступными только для некоторых отдельных лет.

Определение годовой первичной продукции (ГПП) для оценки изменения трофического статуса моря проводилось с использованием данных по суточной первичной продукции, концентрации Хл *a* и многолетним изменениям неорганического азота. Для оценки изменений в трофической сети пелагиали под воздействием меняющейся интенсивности поступления в Черное море биогенных веществ анализировали данные для первого трофического уровня (биомассы фитопланктона в Районе 8 и отдельно в глубоководной части моря) и верхнего трофического уровня (годовых запасов мелких пелагических рыб хамсы и шпрота, наиболее массовых рыб в Черном море), а также отношение суммарных запасов мелких пелагических рыб и биомассы фитопланктона на шельфе и в глубоководной части моря. В качестве экспертной оценки дополнительно привлекались все доступные данные по долговременным изменениям других составляющих элементов пищевой сети в черноморской пелагиали.

Основными источниками данных по долговременным изменениям различных индикаторов эвтрофикации являлись три базы данных: международные базы данных, созданные в рамках проектов NATO TU Black Sea (Ivanov et al., 1998) и MEDAR/MEDATLAS II (Maillard et al., 2002), а также Банк океанографических данных Морского гидрофизи-

ческого института РАН, Севастополь (Халиулин и др., 2016). Эти базы данных содержат основные физические, химические, биологические и био-оптические характеристики практически для всех районов Черного моря, охватывая как период значительных изменений в черноморской экосистеме под воздействием антропогенных и природных факторов (1980-е – ранние 2000-е гг.), так и более спокойный период, предшествующий этим изменениям (1960-е – 1970-е гг.).

Дополнительно, для увеличения частоты наблюдений, использовались также опубликованные данные (не вошедшие в базы данных) по: Хл *a* (Bologa, 1977; Skolka, 1968; Суслин и др., 2009; Чурилова и др., 2001; Финенко и др., 2005), первичной продукции (Финенко, 1967, 1979), биомассе фитопланктона (Маштакова, Роухияйнен, 1979; Nesterova et al., 2008; Mikaelyan et al., 2013) и биогенным веществам (Cociasu et al., 2008). Методы измерения индикаторов эвтрофикации и сопоставимость массивов данных, полученных в разных странах, достаточно подробно описаны в литературе (Ivanov et al., 1998; Kopelevich et al., 2002; Stelmakh et al., 1998; Yilmaz et al., 1998; Yunev, 2011; Yunev et al., 2002, 2005, 2007, 2009).

Данные по годовым запасам в Черном море МПР хамсы и шпрота были взяты из работ (Daskalov, 1998) и (Prodanov et al., 1997), а также отчета Комитета Еврокомиссии по рыболовству (STECF, 2013). Для оценки годовых запасов МПР во всем Черном море обычно проводится интегрирование данных по запасам, полученным, в свою очередь, по уловам рыб, осуществляемым причерноморскими странами в пределах их экономических зон.

2.3. Исследование долговременных изменений индикаторов эвтрофикации и механизмов явления

2.3.1. Шельф

Исследование долговременных изменений биогенных веществ и кислорода на шельфе (1960-е – ранние 2000-е гг.) проводили для разных слоев моря и с использованием осреднения для различных месячных интервалов: биогенных веществ только для поверхностного слоя в январе–марте (холодный месячный интервал, который в дальнейшем будет условно называться зимой), тогда как кислорода для поверхностного слоя и на горизонте под термоклинном в среднем для мая–сентября, т.е. условно в среднем для лета. Выбор января–марта для биогенных веществ был продиктован результатами их измерений в по-

верхностном слое в разные межгодовые периоды, которые были получены в Районе 2 (рис. 2.1) для различных сезонов (табл. 2.1).

Таблица 2.1. Многолетние изменения содержания фосфатов и нитратов (мкг дм⁻³) в поверхностном слое Района 2 в разные сезоны и межгодовые периоды (Северо-западная часть..., 2006)

Годы	ОРС*	Зима		Весна	
		фосфаты	нитраты	фосфаты	нитраты
1977–1982	315,2	32,0	54,7	29,4	117,9
1985–1988	255,5	52,0	85,8	24,4	99,1
Годы	ОРС	Лето		Осень	
		фосфаты	нитраты	фосфаты	нитраты
1977–1982	315,2	29,0	84,6	36,4	47,6
1985–1988	255,5	28,8	22,7	37,2	37,3

* ОРС – объем речного стока, поступающего на северо-западный шельф (км³ год⁻¹).

Эти данные свидетельствуют о том, что, несмотря на существенное уменьшение речного стока в 1985–1988 гг. по сравнению с 1977–1982 гг., во второй половине 1980-х гг. было отмечено заметное увеличение концентрации фосфатов и нитратов на шельфе в зимние месяцы. Принимая во внимание значительный рост годового поступления обоих биогенных веществ с речным стоком в Черное море в 1970-х и 1980-х гг. (Мее, 1992), мы полагали, что именно анализ их многолетних изменений на черноморском шельфе в зимние месяцы позволит проследить связь изменения поступления биогенных веществ со стоком рек в море и их концентрацией на шельфе.

Выбор мая–сентября для кислорода определялся, в первую очередь, тем, что изменение его содержания в поверхностном слое и на горизонте под термоклином могло быть использовано нами в качестве косвенного показателя изменения первичной продукции согласно следующим данным. Показано, что уменьшение концентрации кислорода в глубинных слоях во второй половине 20-го столетия: ниже ХПС, включая оксиклин, в Черном море (Kononov, Murray, 2001) и в галоклине и ниже его в Балтийском море (Elmgren, 1989) связано с двумя факторами. Во-первых, в результате интенсификации поступления биогенных веществ с берега в этот период в обоих морях увеличивался поток органического вещества из зоны фотосинтеза, где оно образуется в процессе первичного продуцирования, в глубинные слои. Во-вторых, это увеличение количества органического вещества в глубинных слоях приводило к росту бактериальной активности по его минерализации и

соответственно к уменьшению концентрации кислорода, который расходовался на поддержание этой активности.

Поскольку также известно, что эвтрофикация прибрежных морских экосистем проявляется в наибольшей степени в летние месяцы, когда пространственное разделение процессов фотосинтеза и минерализации органического вещества происходит посредством сезонного термоклина (Møller, 1996), мы полагали, что полученное одновременное изменение содержания кислорода в двух слоях (увеличение в поверхностном слое и уменьшение на горизонте под термоклином) на черноморском шельфе именно в летние месяцы могло быть косвенным показателем роста первичной продукции фитопланктона. Более того, в связи с тем, что в прибрежных зонах многих европейских морей летняя продукция фитопланктона зависит от количества неорганических биогенных веществ, накапливаемых в зимние месяцы (Eutrophication in Europe's..., 2001; Wasmund et al., 2001), использование концентрации биогенных веществ для зимних и кислорода для летних месяцев позволяет проследить связь между увеличением поступления биогенных веществ в Черное море с речным стоком и развитием эвтрофикации на шельфе.

2.3.2. Глубоководная часть моря

Так же, как и на шельфе, исследование долговременных изменений индикаторов эвтрофикации в глубоководной части Черного моря проводилось с 1960-х по ранние 2000-е гг. Как отмечалось ранее, изотропный характер пространственного распределения Хл *a* в поверхностном слое (наиболее часто используемого биологического индикатора в исследованиях эвтрофикации морских экосистем) в глубоководной части Черного моря с мая по сентябрь (Kopelevich et al., 2002; Yunev et al., 2002) позволял проводить осреднение Хл *a* для всего Района 1 и для обозначенного выше теплого периода года, который в дальнейшем, как и в случае шельфа, условно будет называться летом. Вместе с тем в исследованиях эвтрофикации Балтийского моря было показано, что: 1) существенную долю в первичную продукцию, особенно в «новую» продукцию, начиная со времени весеннего цветения фитопланктона в марте и вплоть до начала осенних штормов вносит подповерхностный пик фитопланктона (Richardson, Heilmann, 1995; Richardson, Christoffersen, 1991); 2) поток взвешенного органического вещества из эвфотического слоя и потребление кислорода в придонном слое в летние месяцы также связаны, в первую очередь, с подповерхностным пиком фитопланктона (Elmgren, 1989). Поэтому в нашем исследовании меха-

низмов эвтрофикации глубоководной части Черного моря, дополнительно к Хл *a* в поверхностном слое в теплое время года, анализировались изменения в его летнем вертикальном профиле, для которого, как известно, характерно формирование глубинного максимума (Ведерников, Демидов, 1997).

Параллельно с изменениями летнего вертикального профиля Хл *a* в глубоководной части моря анализировались долговременные изменения глубины видимости диска Секки, подобно Хл *a* в среднем для мая–сентября, и среднегодового вертикального профиля нитратов. $Z_{дс}$ является непрямым индикатором эвтрофикации, поскольку для ряда морских экосистем, включая глубоководную часть Черного моря, показана тесная связь изменений этой характеристики с изменениями биомассы (концентрации Хл *a*), размерного и видового состава фитопланктона (Маньковский и др., 1996; Falkowski, Wilson, 1992; Nielsen et al., 2002; Sanden, Hakansson, 1996; Vladimirov et al., 1999).

Для глубоководной части Черного моря также показано, что азот определяет уровень первичной продукции и биомассу фитопланктона (Yayla et al., 2001) и что глубинный максимум нитратов в этой части моря располагается над высокими концентрациями аммония (Kononov, Murray, 2001). Логично полагать, что поступление именно нитратов из верхней половины их глубинного максимума в зону фотосинтеза служит основным источником «новой» продукции фитопланктона в глубоководной части. Это поступление также является источником массового развития диатомового комплекса в этой части моря во время осенне-ранневесеннего конвективного перемешивания – так называемое осеннее и зимне-ранневесеннее интенсивное развитие фитопланктона, включая случаи его цветения (Mikaelyan et al., 2013, 2017a, b).

Анализ долговременных изменений вертикальных профилей летней концентрации Хл *a* и нитратов в течение года проводился по изменениям двух параметров: максимальной величины каждого профиля (C_m , $mg \cdot m^{-3}$ и N_m , μM) и глубин, на которых эти максимальные величины залегают (Z_M^C и Z_M^N , м) (рис. 2.2). При этом следует отметить, что параметры профиля Хл *a* в большинстве случаев определялись с использованием модифицированной кривой Гаусса. Это было продиктовано отсутствием во многих черноморских экспедициях *in situ* флуоресцентных определений для выбора глубины максимума концентрации Хл *a* и, следовательно, значительной неопределенностью в установлении реальных C_m и Z_M^C только по данным *in situ* измерений.

Модифицированное уравнение Гаусса было предложено Левисом (Lewis et al., 1983) для расчета концентрации Хл *a* (C) в океане как функции глубины (Z):

$$C(Z) = C_B + C_M \exp [-(Z - Z_M^C)^2 / (2\sigma^2)], \quad (2.1)$$

где C_B – базовая концентрация Хл a , над которой располагается кривая Гаусса с максимальной концентрацией C_M , расположенной на глубине Z_M^C . Ширина кривой у основания оценивается как 4σ (рис. 2.2).

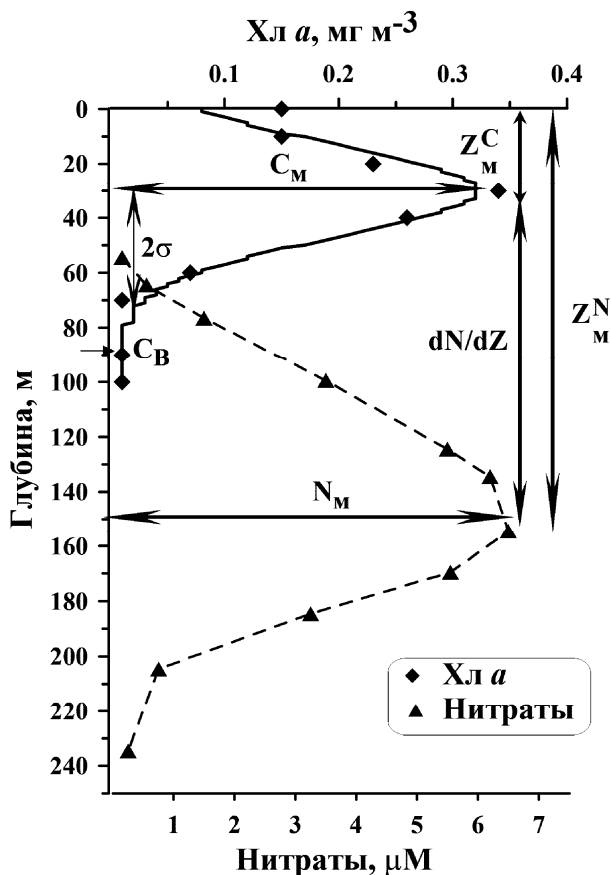


Рис. 2.2. Типичные вертикальные профили летней концентрации Хл a и среднегодовой концентрации нитратов в глубоководной части Черного моря. Сплошная линия – параметры модифицированной кривой Гаусса, использованной для аппроксимации вертикального распределения Хл a ; пунктирная линия – параметры профиля нитратов. Объяснение параметров дано в тексте

Fig. 2.2. Typical summer Chl a and annual mean nitrate vertical profiles in the open Black Sea. Parameters of the estimated Gaussian curve used for fitting the chl a (continuous line) and sampling nitrate (dashed line) profiles are indicated. Parameter explanations are given in the text

Параметры уравнения (2.1) (C_M и Z_M^C) определялись методом наименьшей квадратичной регрессии при выполнении условия, что по

крайней мере пять *in situ* определений концентрации Хл *a* были доступными и располагались вокруг пика на профиле. Для каждой рассчитанной кривой Гаусса определялись коэффициент детерминации (R^2) и стандартная ошибка определения (SE). Статистическая оценка соответствия одномодальной кривой Гаусса вертикальному распределению летнего Хл *a* показала, что все рассчитанные кривые имели R^2 не менее 0,85 и низкие стандартные ошибки определения, свидетельствуя, таким образом, об удовлетворительном соответствии аппроксимации вертикальному распределению Хл *a*. Следует отметить, что примененная нами модифицированная кривая Гаусса была успешно использована ранее для описания вертикального распределения Хл *a* в олиготрофных водах субтропических и экваториальных районов Атлантики в определениях концентрации пигмента по спутниковым данным (Morel, Berton, 1989; Platt et al., 1991), а также в исследованиях сезонных особенностей вертикального распределения Хл *a* в Черном, Аравийском и Средиземном морях (Yunev, 1994; Yunev, Finenko, 1993; Yunev et al., 1999a, b).

В отличие от Хл *a*, параметры профиля нитратов определялись только по *in situ* измерениям, которые базировались на отборе проб или с фиксированных глубин в более ранних исследованиях, или с фиксированных изопикнических поверхностей (σ_t) в современных экспедициях (Kononov et al., 1999). Сравнение профилей нитратов, полученных во время экспедиции в Черное море американского научного судна Knorr (1988 г.) по данным отбора проб: i) со стандартных глубин, ii) со стандартных σ_t и iii) с дискретностью 1 м с использованием насоса, показало хорошее соответствие между всеми подходами для получения вертикального профиля нитратов (Yunev et al., 2005).

В дополнение к определению максимальных величин на профилях Хл *a* и нитратов (C_m и N_m) также рассчитывался средний для слоя между пиками Хл *a* и нитратов градиент концентрации нитратов (рис. 2.2):

$$dN/dZ = N_m / (Z_M^N - Z_M^C). \quad (2.2)$$

Рассчитывая этот градиент, мы полагали, что его долговременные изменения должны быть связаны с изменениями величины C_m в глубоководной части Черного моря, поскольку dN/dZ входит в формулу, описывающую общий вертикальный поток нитратов из верхней половины их пика (являясь составляющим элементом диффузионного потока) (Kononov et al., 2000).

Учитывая приуроченность глубины нахождения максимума нитратов сравнительно узкому изопикническому слою ($\sigma_t \sim 15,4\text{--}15,7$) (Codispoti et al., 1991; Kononov et al., 1997; Tugrul et al., 1992) и существующую связь между куполообразным распределением изоповерхностей и геострофической циркуляцией в глубоководной части Черного моря (Книпович, 1932,

1938), данные по Z_M^N и dN/dZ для исследования долговременных изменений были разделены на три группы, соответствующие районам с различным типом циркуляции вод. В качестве индикаторной оценки типа циркуляции вод была взята глубина залегания условной плотности $\sigma_t = 16,2$ ($Z_{\sigma 16,2}$), т.е. глубина нижней границы азробного слоя.

Выбор именно $Z_{\sigma 16,2}$ был обусловлен данными, свидетельствующими о ее соответствии преобладанию в этом районе определенного типа циркуляции вод (Безбородов, Еремеев, 1993; Murray et al., 1995). Так, залегание $\sigma_t = 16,2$ на глубинах приблизительно между 80 и 120 м свидетельствует о районах с преобладанием циклонического (подъема вод) типа циркуляции (соответственно, станции условно названы нами «циклоническими»), тогда как залегание $\sigma_t = 16,2$ на глубинах приблизительно от 160 до 200 м указывает на преобладание антициклонического (опускания вод) типа циркуляции («антициклонические» станции). Районы с $\sigma_t = 16,2$ на глубинах между 120 и 160 м были условно отнесены к нейтральным по отношению к процессам подъема или опускания вод («нейтральные» станции).

2.4. Оценка годовой первичной продукции

В основу современной классификации трофности морских акваторий положены величины ГПП ($\text{г} \cdot \text{С} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{год}^{-1}$), отображающие различные уровни продуктивности (Nixon, 1995; Wasmund et al., 2001). В течение почти 100 лет принято выделять четыре типа трофического статуса морских экосистем: олиготрофные, мезотрофные, эвтрофные и гипертрофные (в порядке повышения трофности). Для внутренних морей эти типы трофического статуса соответствуют значениям ГПП (Wasmund et al., 2001): <100 , $100\text{--}250$, $250\text{--}450$ и $>450 \text{ г} \cdot \text{С} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{год}^{-1}$.

В свою очередь, основой расчета ГПП являются данные о внутригодовой динамике суточной первичной продукции, которая обычно воспроизводится по ее среднемесячным величинам (Yunev et al., 2002). Вместе с тем также следует отметить, что данные по первичной продукции в Черном море чрезвычайно неравномерно распределены по пространству и во времени (Сорокин, 1962, 1964, 1982; Black Sea Data Base, 2003), что затрудняет корректный расчет ГПП для отдельных лет в различных районах моря (Юнев, 2009; Yunev et al., 2017b). Руководствуясь этим фактом, расчет ГПП проводился в среднем для трех периодов:

1) доэвтрофикационного/ранней эвтрофикации (1960-е/1970-е гг.), который в дальнейшем будет называться начальным периодом; 2) интенсивной эвтрофикации (вторая половина 1980-х – начало 1990-х гг.) и

3) пост-эвтрофикационного (вторая половина 1990-х – ранние 2000-е гг.). При этом внутригодовая динамика первичной продукции по прямым измерениям могла быть воспроизведена корректно (т.е. когда данные доступны для всех месяцев) только в глубоководной части моря для периода интенсивной эвтрофикации.

В то же время определения первичной продукции в течение года в период интенсивной эвтрофикации проводились, подобно глубоководной части моря, во всех районах шельфа также, но с пропусками (иногда существенными) для некоторых месяцев. Эти пропуски в измерениях первичной продукции заполнялись расчетными значениями, которые получали по данным о внутригодовой динамике Хл *a* в поверхностном слое и его статистической связи с первичной продукцией. Подобным образом внутригодовая динамика первичной продукции восстанавливалась и в глубоководной части моря для пост-эвтрофикационного периода – вследствие доступности данных по Хл *a* для всех месяцев.

Похожий расчет первичной продукции с использованием статистических связей обычно применяется в ее расчетах с участием Хл *a* в поверхностном слое, полученном по спутниковым данным (Eppley et al., 1985; Smith, Baker, 1981). Также известно, что статистическая связь между первичной продукцией и Хл *a* является наиболее тесной, когда используется для районов, для которых она была получена (Berthelot, Deschamps, 1994; Mantyla et al., 1995; Vinogradov et al., 1999a) и для среднегодовых данных (Harding et al., 2002; Iverson et al., 2000).

Наиболее проблемными оказались как начальный период для глубоководной части Черного моря и практически всех районов шельфа (за исключением Района 3), так и пост-эвтрофикационный период для районов шельфа. В этих случаях данные и по первичной продукции, и по Хл *a* были доступны лишь для 2–3 месяцев (обычно в теплое время года) (Сорокин, 1962, 1964, 1982; Black Sea Data Base, 2003), и поэтому они не могли быть использованы нами для воспроизведения внутригодовой динамики первичной продукции и расчета ГПП. В Районе 3 регулярные определения Хл *a* в течение года проводились в 1963 г. (Skolka, 1968) и 1976 г. (Bologa, 1977), что позволяло использовать их для получения ГПП начального периода в этом районе шельфа.

В связи с вышеизложенным, для получения ГПП начального периода в глубоководной части моря нами были использованы две величины: ГПП для периода интенсивной эвтрофикации (полученной по прямым измерениям первичной продукции) и вероятный прирост годовой продукции фитопланктона в этой части моря за счет увеличенного поступления в Черное море неорганического азота во второй половине

20-го столетия. Вторая величина была получена С.К. Коноваловым и Дж. Мюрреем (Konovalov, Murray, 2001) (их выкладки, имеющие отношение к ее расчету, подробно рассматриваются в главе 5, разд. 5.2.1), и вычитанием этой величины из ГПП для периода интенсивной эвтрофикации получалась величина ГПП глубоководной части моря для начального периода.

Чтобы рассчитать ГПП для этого периода в районах черноморского шельфа (кроме Района 3) мы обратились к подходу, который был использован шведским ученым Р. Элмгреном для Балтийского моря (Elmgren, 1989). Р. Элмгрен для оценки увеличения ГПП в 1980-е гг. по сравнению с первичной продукцией начала 1900-х гг. использовал данные пропорциональности увеличения весенней первичной продукции и запасов неорганического азота в зимний сезон, которая наблюдалась в Балтийском море во время интенсивного поступления в него биогенных веществ с берега (Nehring et al., 1987). Далее им было сделано предположение о соотношении увеличения первичной продукции весной и в другие сезоны на основании данных, свидетельствующих, что в Балтийском море основным источником летней и осенней первичной продукции являются регенерированные биогенные элементы. Располагая данными по сезонной динамике первичной продукции в 1980-х гг. и данными по увеличению первичной продукции в период эвтрофикации в различные сезоны, Р. Элмгрен восстановил сезонную динамику первичной продукции и рассчитал ее годовую величину для доэвтрофикационного периода (Elmgren, 1989). Использование данного подхода для черноморского шельфа подробно рассматривается также в главе 5, разд. 5.3.2.

Chapter 2 in addition to pointing out the main data sources and the list of eutrophication indicators which were used to elucidate the eutrophication mechanisms on the shelf and in the open sea, includes a description of specific approaches to analyzing long-term changes in biological and hydrochemical characteristics, which were developed to minimize the spatial and annual variability of these characteristics in the Black Sea. The chapter also describes approaches to solve the problem of a significant lack of daily primary production measurements (using the modern ^{14}C method) in the Black Sea, which are usually used to calculate the annual phytoplankton production and analyse its dynamics for different areas of the sea and interannual periods.

Глава 3

МЕХАНИЗМЫ ЭВТРОФИКАЦИИ ЧЕРНОМОРСКОГО ШЕЛЬФА

3.1. Тренды индикаторов эвтрофикации

3.1.1. Фосфаты и нитраты в поверхностном слое в зимний период

Исследование долговременных изменений индикаторов эвтрофикации на черноморском шельфе проводилось для трех районов на северо-западном и западном шельфах (Районы 2–4), особенно подверженных антропогенному воздействию благодаря поступлению биогенных веществ со стоком крупных черноморских рек: Дуная, Днестра, Южного Буга и Днепра (рис. 3.1 и 3.2).

В Районе 2 долговременные изменения фосфатов в зимний период характеризовались: постепенным увеличением концентраций (со скоростью $\sim 0,01 \text{ } \mu\text{M} \cdot \text{год}^{-1}$) с $0,13 \pm 0,07 \text{ } \mu\text{M}$ (1961–1969 гг.) до $0,33 \pm 0,04 \text{ } \mu\text{M}$ в 1983–1986 гг., их уменьшением в 1987 г. и стабилизацией на уровне $0,21 \pm 0,05 \text{ } \mu\text{M}$ до 2000 г., дальнейшим уменьшением концентрации в 2000–2005 гг. до уровня приблизительно 1960-х гг.: $0,14 \pm 0,07$ (рис. 3.1, А). Напротив, начальные величины концентраций фосфатов в зимний период в Районе 3 (данные для Района 4 недоступны) ($0,11 \pm 0,04 \text{ } \mu\text{M}$; 1965–1969 гг.) резко увеличились к 1973 г. (приблизительно в 12 раз): до $1,34 \pm 0,33 \text{ } \mu\text{M}$ (рис. 3.1, Б). После пиковых значений концентраций наблюдалось: их крутое снижение (приблизительно в 4 раза по сравнению с пиком) к концу 1970-х гг., стабилизация на уровне $0,31 \pm 0,06 \text{ } \mu\text{M}$ с 1980 до 1999 г. и снижение до $0,20 \pm 0,04 \text{ } \mu\text{M}$ в 2000–2005 гг.

Долговременные изменения нитратов в зимний период в Районе 2, подобно фосфатам, также характеризовались постепенным увеличением концентраций в 1970-х – первой половине 1980-х гг., уменьшением и стабилизацией во второй половине 1980-х – 1990-х гг. и дальнейшим уменьшением в 2000-х гг. Нитраты увеличились с $0,32 \pm 0,14 \text{ } \mu\text{M}$ (1961–1968 гг.) до $1,66 \pm 0,25 \text{ } \mu\text{M}$ в 1981–1985 гг. со скоростью $\sim 0,07 \text{ } \mu\text{M} \cdot \text{год}^{-1}$, уменьшились в 1986 г. и стабилизировались на уровне $1,31 \pm 0,22 \text{ } \mu\text{M}$ до 1999 г., в дальнейшем уменьшились в 2000–2005 гг. до уровня $0,91 \pm 0,18$ (рис. 3.2, А).

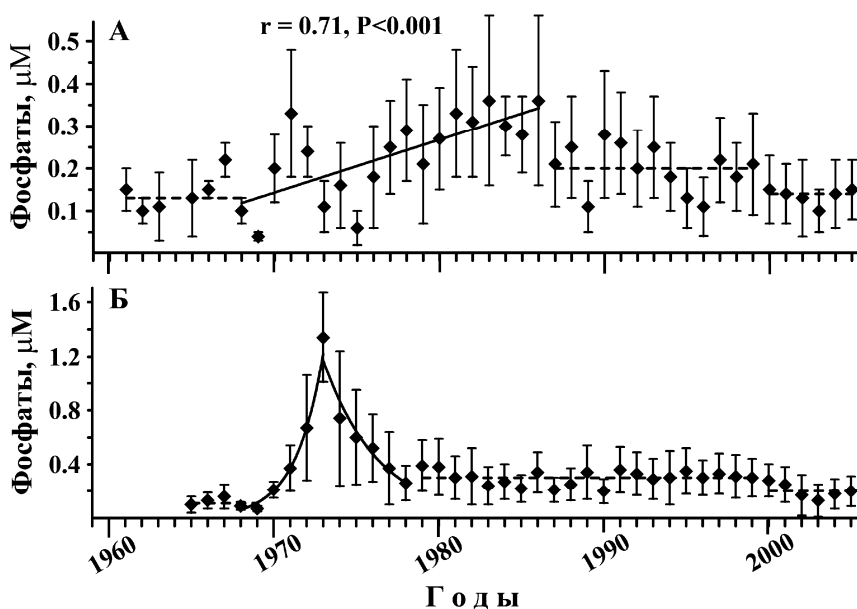


Рис. 3.1. Долговременные изменения концентрации фосфатов (январь–март) в Районах 2 (А) и 3 (Б). Каждый символ и тонкие вертикальные линии – среднегодовые значения для месячного интервала $\pm\text{CO}$; жирные сплошные линии – тренды; пунктирные линии – средние величины для квазистационарных периодов. Эти же обозначения используются в дальнейшем на подобных рисунках

Fig. 3.1. Long-term changes of phosphate in Regions 2 (A) and 3 (Б). Each point represents the annual mean for the entire interval January–March. Solid lines show the identified trends and standard deviations are marked by error bars. Dashed lines = means for quasistationary periods. The same markings are used later on similar figures

Начальные концентрации нитратов в зимний период в Районах 3 ($1,35 \pm 0,14 \mu\text{M}$; 1959–1964 гг.) и 4 ($0,68 \pm 0,32 \mu\text{M}$; 1961–1968 гг.), подобно фосфатам в Районе 3, резко увеличились в 1976 г.: до $15,8 \pm 9,4 \mu\text{M}$ и $3,55 \pm 1,15 \mu\text{M}$ соответственно в Районах 3 и 4 (рис. 3.2, Б, В). После пиковых значений концентрации нитратов в обоих районах наблюдалось: их крутое снижение, а после начала 1980-х гг. стабилизация концентраций соответственно в Районах 3 и 4 на уровне $5,50 \pm 1,13 \mu\text{M}$ до 1999 г. и уровне $2,7 \pm 0,62 \mu\text{M}$ до 1991 г., дальнейшее снижение концентраций до $4,5 \pm 0,89 \mu\text{M}$ в 2000–2005 гг. и $2,1 \pm 0,49 \mu\text{M}$ в 1992–2002 гг. соответственно в Районах 3 и 4. Следует отметить, что тренды биогенных веществ в Районах 3 и 4 (как их резкое увеличение, так и снижение) хорошо описываются степенными функциями.

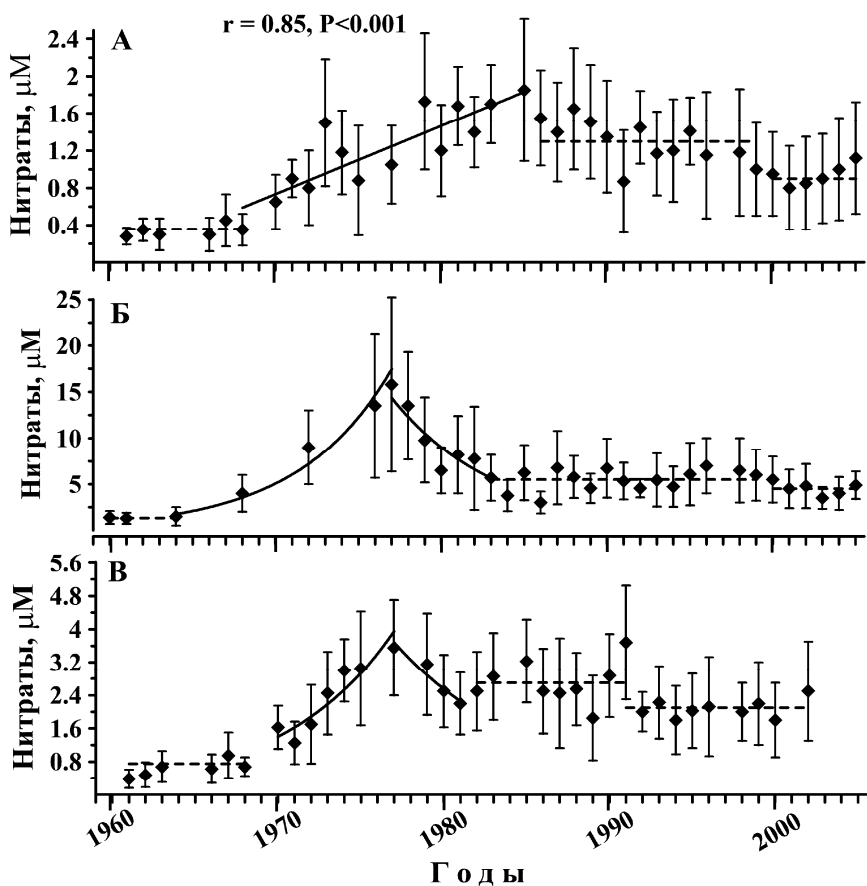


Рис. 3.2. Долговременные изменения концентрации нитратов (январь–март) в Районах 2 (А), 3 (Б) и 4 (В)

Fig. 3.2. Long-term changes of nitrate (January–March) within Regions 2 (A), 3 (B) and 4 (B)

3.1.2. Силикаты в поверхностном слое в зимний период

В противоположность нитратам и фосфатам долговременные изменения концентрации силикатов в зимний период в исследованных районах шельфа характеризовались: постепенным уменьшением приблизительно с первой половины 1960-х до начала/середины 1980-х гг., дальнейшей стабилизацией во второй половине 1980-х и в 1990-х гг. и увеличением в 2000-х гг. (рис. 3.3). Концентрация силикатов уменьшалась: в Районе 2 с $26,4 \pm 6,5 \text{ } \mu\text{M}$ (1963–1966 гг.) до $9,6 \pm 2,3 \text{ } \mu\text{M}$ (1986–1997 гг.) со скоростью $\sim 1,07 \text{ } \mu\text{M} \cdot \text{год}^{-1}$, Районе 3 с $41,3 \pm 7,0 \text{ } \mu\text{M}$ (1963–1967 гг.) до $7,0 \pm 2,3 \text{ } \mu\text{M}$ (1987–1999 гг.) со скоростью $\sim 1,41 \text{ } \mu\text{M} \cdot \text{год}^{-1}$ и Районе 4 с $38,5 \pm 5,9 \text{ } \mu\text{M}$ (1961–1964 гг.) до $6,3 \pm 2,0 \text{ } \mu\text{M}$

(1982–1998 гг.) со скоростью $\sim 1,57 \mu\text{M}\cdot\text{год}^{-1}$. В 2000-х гг. концентрация силикатов увеличилась до $14,9 \pm 4,3$, $12,1 \pm 1,9$ и $9,8 \pm 2,5 \mu\text{M}$ соответственно в Регионах 2, 3 и 4. Следует отметить бóльшие (приблизительно в 1,5 раза) скорости уменьшения их концентрации в Районах 3 и 4 в сравнении с Районом 2.

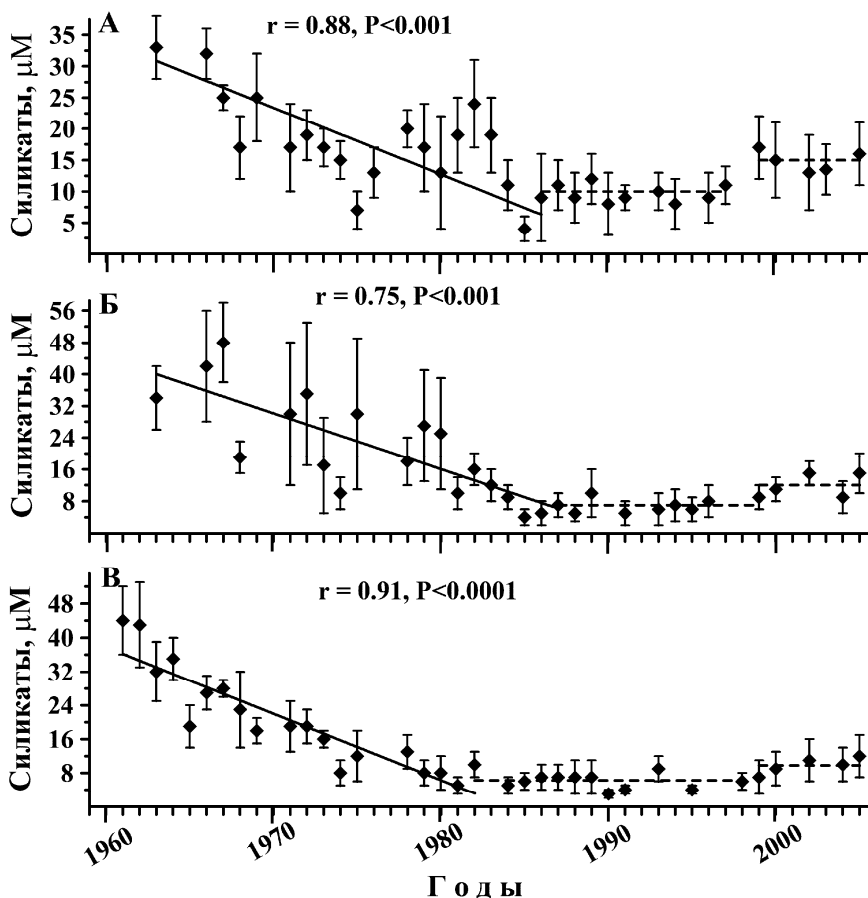


Рис. 3.3. Долговременные изменения концентрации силикатов (январь–март) в Районах 2 (А), 3 (Б) и 4 (В)

Fig. 3.3. Long-term changes of silicate (January–March) within Region 2 (A), 3 (Б) and 4 (B)

3.1.3. Концентрация кислорода в поверхностном слое и на горизонте под термоклином в летний период

В отличие от биогенных веществ, статистически значимые тренды для кислорода с использованием среднегодовой концентрации для

мая–сентября были получены с 1960-х до начала 1990-х гг. для всех трех исследованных районов шельфа (рис. 3.4 и 3.5). Концентрации кислорода в летний период постепенно увеличивались в поверхностном слое с $\sim 5,7$ (первая половина 1960-х гг.) до $\sim 7,1$ $\text{мг}\cdot\text{л}^{-1}$ (вторая половина 1980-х – начало 1990-х гг.) со скоростью $\sim 0,05$ $\text{мг}\cdot\text{л}^{-1}\cdot\text{год}^{-1}$ и одновременно в этот же временной интервал уменьшались на горизонте под термоклином с $\sim 6,9$ до $\sim 4,7$ $\text{мг}\cdot\text{л}^{-1}$ со скоростью $\sim 0,09$ $\text{мг}\cdot\text{л}^{-1}\cdot\text{год}^{-1}$.

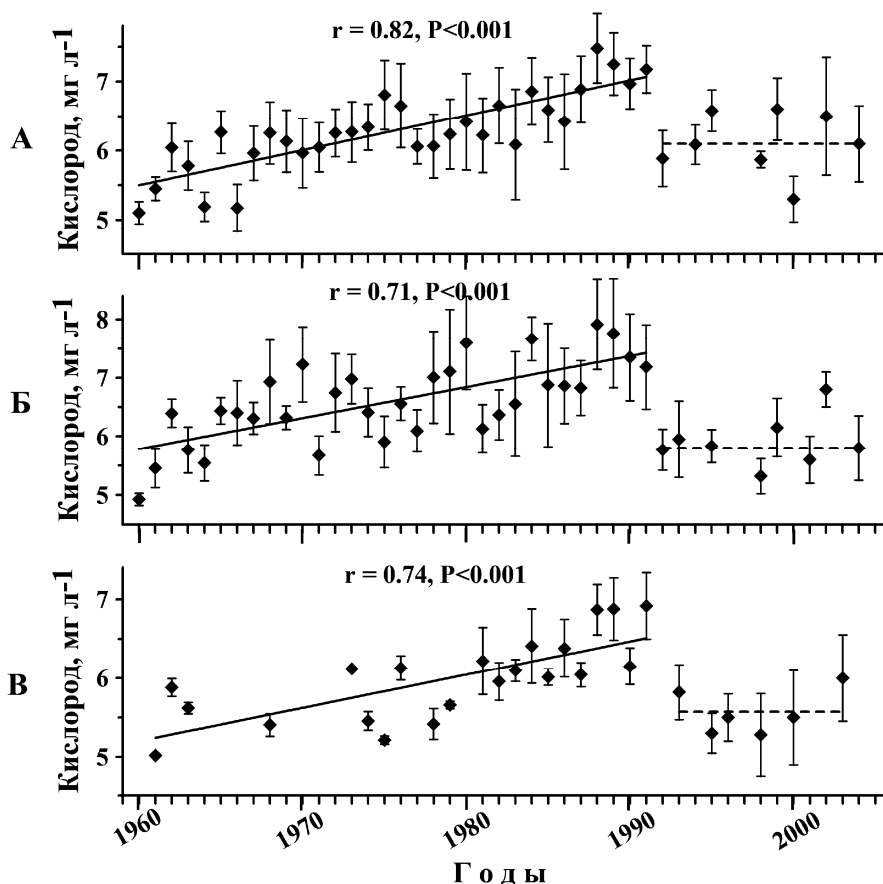


Рис. 3.4. Долговременные изменения концентрации кислорода в поверхностном слое в летний период в Районах 2 (А), 3 (Б) и 4 (В)

Fig. 3.4. Long-term changes of oxygen concentration in the surface layer in summer within Regions 2 (A), 3 (Б) and 4 (B)

После 1991/1992 гг. произошло резкое и статистически значимое (согласно оценке различий средних величин по критерию Стьюдент-

та–Фишера; Парчевская, 1969) синхронное уменьшение концентрации кислорода в поверхностном слое и ее увеличение ниже сезонного термоклина. После этого в обоих слоях наблюдались незначительные изменения концентрации кислорода во всех трех районах шельфа вплоть до конца исследованного периода.

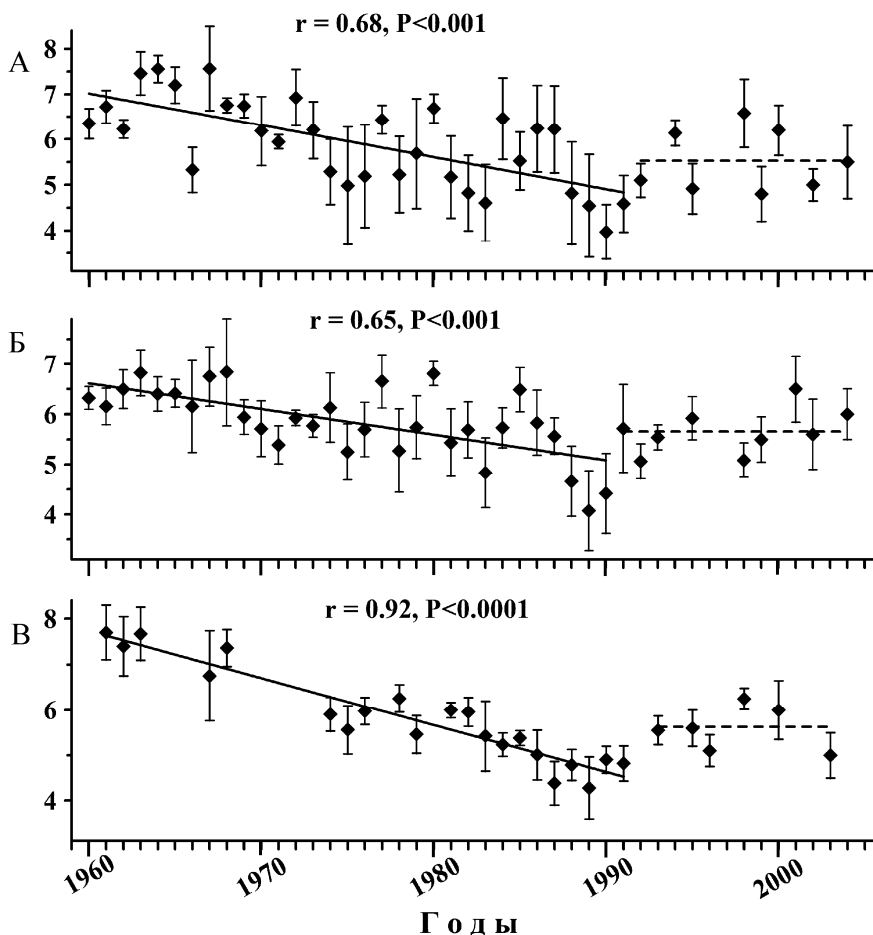


Рис. 3.5. Долговременные изменения концентрации кислорода на горизонте под термоклином в летний период в Районах 2 (А), 3 (Б) и 4 (В)

Fig. 3.5. Long-term changes of oxygen concentration below the thermocline in summer within Regions 2 (A), 3 (Б) and 4 (В)

3.2. Региональные особенности долговременных изменений индикаторов эвтрофикации

Сопоставление долговременных изменений гидрохимических характеристик в трех различных районах внутреннего шельфа (рис. 3.1–3.5) выявило, что в период с 1960 по начало 2000-х гг. на северо-западном и западном шельфах Черного моря существовало две группы изменений индикаторов эвтрофикации. Одна группа представляла собой изменения, которые были похожими в исследованных районах шельфа и в которую входили изменения как биогенных веществ, так и кислорода. Вторая группа – изменения только биогенных веществ, которые существенно различались в разных районах шельфа. К первой группе изменений относятся: статистически значимое увеличение содержания кислорода в поверхностном слое и его уменьшение на горизонте под термоклином в летний период с ранних 1970-х до начала 1990-х гг. (рис. 3.4 и 3.5); значимо большие концентрации фосфатов и нитратов в зимний период с середины 1980-х – 1990-х гг. по сравнению с 1960-ми гг. (рис. 3.1 и 3.2); значительное уменьшение концентрации силикатов в зимний период с ранних 1970-х гг. до начала/середины 1980-х гг., их стабилизация во второй половине 1980-х – 1990-х гг. и затем небольшое увеличение в 2000-х гг. (рис. 3.3). Следует отметить, что анализ только этой группы изменений индикаторов эвтрофикации, общих для всех исследованных районов шельфа, будет использован нами как базисный при описании механизмов явления на черноморском шельфе.

Вторая группа изменений включает в себя постепенное увеличение концентрации фосфатов и нитратов в Районе 2 с начала 1970-х до середины 1980-х гг., с одной стороны, и существование пиков концентрации обоих биогенных веществ в Районах 3 и 4 в 1970-х гг. – с другой, и то, что межгодовая скорость уменьшения силикатов в период с начала 1970-х до середины 1980-х гг. в Районах 3 и 4 была приблизительно в 1,5 раза выше, чем в Районе 2. Учитывая, что исследованные районы шельфа находятся под влиянием стоков различных рек, которые к тому же существенным образом различаются условиями поступления их вод на шельф (Северо-западная часть..., 2006), можно предположить, что именно региональные различия и являются причиной различий в трендах биогенных веществ в Районе 2, с одной стороны, и Районах 3 и 4 – с другой.

В то же время следует также отметить, что, являясь региональными, эти особенности изменения индикаторов эвтрофикации не могут рассматриваться нами как базисные при описании общего механизма эвтрофикации черноморского шельфа. Тем не менее для более полного

представления об особенностях долговременных изменений концентрации биогенных веществ на черноморском шельфе в западной половине моря, прежде чем анализировать механизмы эвтрофикации, ниже приведен анализ наиболее вероятных, на наш взгляд, причин, обусловивших различия в трендах биогенных веществ в исследованных районах шельфа.

Резкие изменения концентрации фосфатов и нитратов в 1970-х гг. на Румынском и Болгарском шельфах, в противоположность их постепенному увеличению в Районе 2, можно объяснить действием по крайней мере двух факторов. Значительное увеличение концентраций нитратов и фосфатов в зимний период в поверхностном слое в 1970-х гг. в Районах 3 и 4, находящихся под влиянием вод Дуная, является следствием необычно резкого увеличения концентрации обоих биогенных веществ в этой реке, зафиксированного в различных придунайских странах (Мее, 1992). Наиболее вероятно, что это было связано, главным образом, со значительным увеличением повсеместного использования фосфатных моющих средств и интенсификацией использования минеральных удобрений в сельском хозяйстве в Восточной Европе в этот период (Мее, 1992).

В свою очередь, крутое снижение концентрации биогенных веществ в Районе 3, последовавшее сразу за их увеличением, произошло вероятнее всего из-за строительства многочисленных дамб на р. Дунай (на границе Югославии и Румынии) в 1970-е гг. По свидетельству Н. Панина и Д. Джипа (Panin, Jipa, 2002), количество дамб, построенных в верхней и средней частях реки, «является очень впечатляющим». По их данным, строительство второй очереди «Железных Ворот» в середине 1980-х гг. привело к уменьшению на 50–70% выноса взвеси со стоком реки. Скорость перехода биогенных веществ из воды в донные осадки во время цветения водорослей в многочисленных водохранилищах, создаваемых при строительстве дамб (так называемый эффект «искусственного озера»; Humborg et al., 1997), вероятно, тоже могла быть весьма значительной. Этим и объясняется резкое уменьшение концентрации нитратов и фосфатов в Районе 3 во второй половине 1970-х гг. в течение короткого промежутка времени.

Менее выраженный пик концентрации нитратов в середине 1970-х гг. был отмечен и в Районе 4, также находящемся под влиянием дунайских вод. Более того, оба дунайских эффекта нашли отражение в многолетних изменениях биомассы фитопланктона в поверхностном слое 30-мильной зоны румынского побережья между г. Констанца (Румыния) и мысом Портита (рис. 3.6).

Полученное различие в скоростях уменьшения концентрации силикатов в Районе 2 ($\sim 1,07 \mu\text{M}\cdot\text{год}^{-1}$), с одной стороны, и Районах 3 и 4 ($\sim 1,49 \mu\text{M}\cdot\text{год}^{-1}$), с другой, позволяет оценить соотношение интенсив-

ностей двух известных эффектов, ответственных за значительное уменьшение концентрации силикатов на черноморском шельфе, которое наблюдалось в период с начала 1970-х до середины 1980-х гг. Так, в Районе 2 снижение концентрации силикатов происходило, главным образом, в результате основного эвтрофикационного эффекта, а именно цветения фитопланктона, вызванного массовым развитием диатомовых водорослей, преобладавших в доэвтрофикационном периоде (Bodeanu, 1989, 1993; Moncheva et al., 1995; Petranu et al., 1999) и использующих кремний для построения своих скелетов (Kristiansen, Hoell, 2002). Во время цветения диатомовых водорослей на шельфе происходит интенсивное удаление растворенных силикатов из морской воды и переход их в осадки – вначале в результате поглощения водорослями и затем – осаждения отмерших водорослей.

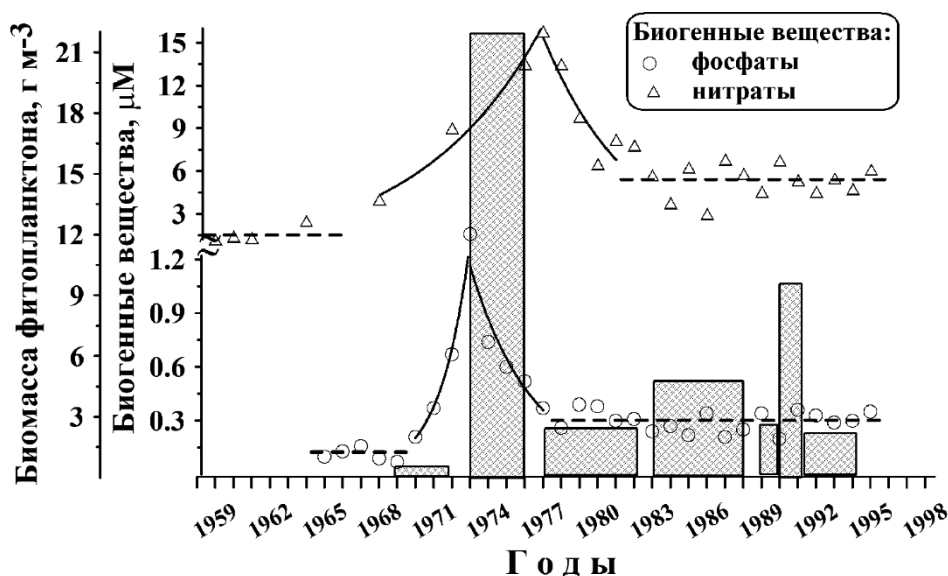


Рис. 3.6. Долговременные изменения биомассы фитопланктона в летний (столбики) и концентрации биогенных веществ (символы) в зимний периоды в поверхностном слое Румынского шельфа (Район 3) из (Yunev et al., 2007). Столбики обозначают средние за период биомассы фитопланктона, пунктирные линии – квазистационарные периоды, сплошные – периоды резких изменений концентрации биогенных веществ. Фитопланктонные данные взяты из табл. 6.15 в книге Ю.И. Сорокина (Sorokin, 2002)

Fig. 3.6. Long-term changes of multiannual means of phytoplankton biomass (bars) and winter nutrients (symbols) in the surface layer off the Romanian coast (Region 3); from Yunev et al., 2007. Dashed lines show quasi-stationary periods and solid lines show periods of changing nutrient levels. Phytoplankton data were taken from Table 6.15 of Sorokin (2002)

В Районах 3 и 4, естественно, также имел место этот эвтрофикационный эффект. Вместе с тем, поскольку оба района находятся под влиянием стока р. Дунай, с большой степенью вероятности можно полагать, что эффект «искусственного озера» от многочисленных дунайских водохранилищ существенным образом повлиял на уменьшение концентрации силикатов в обоих районах, так же как и в случае описанного выше резкого уменьшения концентрации нитратов и фосфатов в этих районах в 1970-х гг. В результате уже совместного действия совпавших по времени двух эффектов скорость уменьшения силикатов в Районах 3 и 4 была приблизительно в 1,5 раза выше, чем в Районе 2. Это может также свидетельствовать о приблизительно одинаковой интенсивности действия обоих эффектов, способствующих значительному уменьшению концентрации силикатов в районах, находящихся под влиянием стока р. Дунай.

3.3. Различные фазы эвтрофикации шельфа

Сопоставление данных по многолетним изменениям концентрации нитратов и фосфатов в зимний, а также концентрации кислорода в летний периоды, совпавших в трех исследованных районах шельфа (рис. 3.1, 3.2, 3.4 и 3.5) с данными по изменению поступления биогенных веществ в Черное море с водами Дуная (значительное увеличение с начала 1970-х до середины 1980-х гг. и дальнейшая стабилизация поступления до начала 1990-х гг.; Северо-западная часть..., 2006; Cociasu et al., 1996; Kononov et al., 1999; Mee, 1992; Oguz, Gilbert, 2007), позволило нам выделить два периода с существенными различиями в трендах функционально связанных гидрохимических характеристик.

Для 1970-х – середины 1980-х гг. были характерны как увеличение концентраций фосфатов и нитратов в зимний период (рис. 3.1 и 3.2), совпадающее с увеличением поступления биогенных веществ со стоком Дуная в течение года (данные по другим черноморским рекам также подтверждают это, хотя определения биогенных веществ в них были менее регулярными, чем в Дунае; Mee, 1992), так и изменения содержания кислорода в поверхностном слое и горизонте под термоклином в летний период (рис. 3.4 и 3.5), свидетельствующие об увеличении первичной продукции в эвфотическом слое. Во второй половине 1980-х – начале 1990-х гг. концентрация нитратов и фосфатов на шельфе и их поступление в Черное море с речным стоком стабилизировались. Вместе с тем увеличение первичной продукции в течение этого периода, согласно данным по изменению кислорода, продолжалось. Таким образом, согласованность в трендах биогенных веществ и

первичной продукции в первом периоде и их различие во втором указывают прежде всего на различие механизмов эвтрофикации черноморского шельфа до и после середины 1980-х гг., т.е. на две различные фазы эвтрофикации.

3.3.1. Первая фаза

Для первой фазы эвтрофикации черноморского шельфа (1970-е – первая половина 1980-х гг.) был характерен наиболее распространенный механизм эвтрофикации прибрежных экосистем, когда интенсивное поступление на шельф из береговых источников (главным образом с речным стоком) азота и фосфора приводит к увеличению интенсивности цветения фитопланктона, вызванного вспышками развития одного или нескольких видов водорослей, а следовательно, приводит к увеличению первичной продукции и биомассы фитопланктона. Полученные нами синхронные тренды концентрации кислорода в поверхностном слое и под термоклином (рис. 3.4 и 3.5) и тренд силикатов в поверхностном слое (рис. 3.3), также косвенно подтверждающий положительный тренд первичной продукции до середины 1980-х гг. (по тренду силикатов и его связи с интенсификацией цветения фитопланктона разъяснение дано в предыдущем разделе), находят подтверждение в многолетних изменениях на шельфе прямых индикаторов эвтрофикации (табл. 3.1).

Таблица 3.1. Долговременные изменения характеристик фитопланктона в прибрежных водах Румынии

Характеристика	Период/Год	Величина
1. Средняя за период биомасса фитопланктона в летние месяцы ($\text{мг} \cdot \text{м}^{-3}$) ^a	1959–1963	495
	1971–1975	719
	1976–1980	2244
	1983–1990	4105
2. Средняя за период максимальная численность <i>Prorocentrum cordatum</i> (10^3 клеток/л) ^b	1960–1970	50814
	1971–1980	196920
	1981–1990	807600
3. Средняя за период максимальная численность <i>Skeletonema costatum</i> (10^3 клеток/л) ^b	1960–1970	18080
	1971–1980	97360
	1981–1990	141400
4. Среднегодовая и средняя за межгодовой период концентрация Хл <i>a</i> в поверхностном слое ($\text{мг} \cdot \text{м}^{-3}$) ^b	1963	0,66
	1976	1,67
	1980–1992	6,68

^aPetranu et al., 1999; ^bBodeanu, 1993; ^bYunev et al., 2007.

Так, в прибрежных водах Румынии уже к 1980 г., по сравнению с 1960-ми гг., произошло увеличение: биомассы фитопланктона в летние месяцы приблизительно в 4,5 раза, максимальной численности двух основных цветениеобразующих видов водорослей (*Prorocentrum cor-datum* и *Skeletonema costatum*) в 4–5 раз, среднегодовой концентрации Хл *a* в поверхностном слое в 2,5 раза. Характерная особенность первой фазы эвтрофикации – также то, что основным источником увеличения первичной продукции в этот период является значительное увеличение поступления азота и фосфора со стоком рек именно в форме нитратов и фосфатов. Это следует прежде всего из небольшого вклада нитритов и аммония в общее содержание трех форм минерального азота в речном стоке черноморских рек (соответственно менее 5% и около 30%) (Северо-западная часть..., 2006).

Также важно отметить, что приблизительно шести- и четырехкратное увеличение поступления соответственно органических форм азота и фосфора в Черное море со стоком рек в середине 1980-х гг. по сравнению с 1950-ми гг. (Северо-западная часть..., 2006) не могло вносить существенный вклад в увеличение первичной продукции на шельфе. Причиной является то, что основное количество органического азота, попадающего в Черное море с берега, находится в органических веществах гуминовой природы, устойчивых к бактериальному разрушению, и только небольшая часть поступающего с берега органического фосфора, в основном в форме простых фосфорорганических соединений, может поглощаться фитопланктоном (Северо-западная часть..., 2006).

3.3.2. Вторая фаза

Характерной особенностью второй фазы эвтрофикации черноморского шельфа (вторая половина 1980-х – ранние 1990-е гг.) является стабилизация изменений концентрации фосфатов и нитратов на шельфе (рис. 3.1 и 3.2), что совпадало со стабилизацией их поступления со стоком рек (Северо-западная часть..., 2006; Cociasu et al., 1996; Kononov et al., 1999; Mee, 1992; Oguz, Gilbert, 2007). Следовательно, одновременное с этим увеличение первичной продукции, полученное во всех исследованных районах шельфа по синхронным трендам кислорода в поверхностном слое и под термоклином в летние месяцы (рис. 3.4 и 3.5) и подтверждаемое положительным трендом всех приведенных в табл. 3.1 характеристик фитопланктона в этот межгодовой период, безусловно, указывает на то, что на черноморском шельфе после середины 1980-х гг. появились другой/другие источники эвтрофикации, чем традиционно рассматриваемое необычно высокое поступ-

ление биогенных веществ в море с речным стоком (Северо-западная часть..., 2006; Cociasu et al., 1997; Mee, 1992).

В этой связи следует отметить, что поступление биогенных элементов в эвфотический слой на черноморском шельфе может потенциально осуществляться, не только с речным стоком, а также: i) с атмосферными осадками; ii) из локальных источников в виде промышленных и коммунальных стоков, стоков из птичьих и животноводческих ферм; iii) из глубоководной части моря; iv) из донных отложений на шельфе, где биогенные вещества образуются в результате минерализации бактериями и бентосными организмами поступающего и накапливающегося в донных отложениях органического вещества (Северо-западная часть..., 2006; Vesquevort et al., 2002). Вместе с тем было показано, что атмосферные осадки и локальные береговые источники вносили незначительный вклад в общее поступление биогенных элементов в Черное море в 1970-х – 1980-х гг. (Северо-западная часть..., 2006). Также известно, что поступление биогенных веществ во внешний черноморский шельф (глубины 50–200 м) из прилегающего континентального склона до настоящего времени изучено и оценено недостаточно (Stanev et al., 2002).

Напротив, оценки поступления биогенных элементов в эвфотический слой из донных отложений на континентальном шельфе, которые проводились как в Черном море, так и в других районах Мирового океана, показали, что этот источник эвтрофикации шельфа может быть равным или даже превышать поступление биогенных элементов на шельф с речным стоком. Например, поступление общего неорганического азота и фосфора в пелагическую зону на шельфе Северной Атлантики в результате минерализации органического вещества в донных отложениях превышает их поступление с речным стоком и в виде атмосферных осадков в 1,4–2,2 раза (Nixon et al., 1996). Более того, поток регенерированных биогенных элементов из отложений был пропорционален количеству накопленного в них органического вещества, которое образовывалось в отложениях и поступало с берега (Nixon et al., 1986; Seitzinger, Giblin, 1996). Это означает, что во время эвтрофикации шельфа поступление биогенных элементов из донных отложений увеличивается и может продолжать увеличиваться даже после того, как их поступление с берега со стоком рек стабилизируется или начнет уменьшаться.

Для северо-западного черноморского шельфа также было показано, что поступление биогенных элементов из донных отложений в придонный пелагический слой пропорционально их количеству в отложениях (Friedrich et al., 2002). Кроме этого были получены данные, что северо-западный шельф может получать до 24 т фосфатов и 240 т ам-

мония только в теплые месяцы года, когда наблюдается максимальная диффузия биогенных элементов из отложений (Северо-западная часть..., 2006). Этот поток биогенных элементов в столб воды особенно увеличивается при восстановительных условиях на границе «вода – донные отложения» во время гипоксии, и это увеличение может быть значительным, если принять во внимание тот факт, что периоды гипоксии на черноморском шельфе могут быть весьма продолжительными (Гаркавая и др., 2000).

Так, на северо-западном шельфе во второй половине 1990-х гг. в летне-осенний период в пелагическую зону из донных отложений поступало: до 80 тыс. т аммонийного азота, до 20 тыс. т фосфора и до 90 тыс. т кремния в среднем за месяц гипоксии (наблюдавшейся приблизительно в течение 3 мес. на площади около 60 тыс. км²), что было сопоставимо с поступлением этих биогенных элементов в Черное море с речным стоком (Гаркавая, Богатова, 2001). Более того, сравнение поступления биогенных элементов из донных отложений, измеренного *in situ* с использованием проточных камер, с одной стороны, и их поступления со стоком рек в придунайский и приднестровский шельфы – с другой, показало, что поступление азота в форме аммония из донных отложений в придонный слой моря было того же порядка, что и поступление нитратов на шельф со стоком рек (Friedrich et al., 2002). Поступление восстановленных фосфатов из донных отложений в придонный слой также было значительным, составляя до 50% от их поступления с речным стоком.

Из приведенных выше примеров следует, что поступление биогенных элементов из донных отложений в придонный слой в морских экосистемах, включая Черное море, в принципе может быть того же порядка или даже превышать их поступление с речным стоком. Однако отметим и то, что эти данные были получены во времена, которым предшествовал довольно продолжительный период эвтрофикации, в течение которого донные отложения значительно обогащались органическим веществом. В случае черноморского шельфа – это вторая половина 1990-х гг., когда эвтрофикация шельфа продолжалась уже в течение ~20–25 лет (Северо-западная часть..., 2006). Поэтому приведенные выше оценки интенсивности поступления биогенных элементов в эвфотический слой черноморского шельфа из различных источников не объясняют, за счет чего происходило увеличение первичной продукции на шельфе с середины 1980-х до начала 1990-х гг., когда таких оценок не проводилось.

Вместе с тем, по нашему мнению, такая оценка может следовать из данных по долговременным изменениям аммония на северо-западном

шельфе: его поступления на шельф с речным стоком, концентрации в поверхностном и придонном слоях (рис. 3.7). Эти данные свидетельствуют о том, что, несмотря на уменьшение поступления аммония на шельф со стоком рек с середины 1980-х гг. (рис. 3.7, А), в этот период наблюдалось значительное (3–5 раз) увеличение его содержания как в поверхностном, так и придонном слоях (рис. 3.7, Б, В), которое косвенно указывало на значительное увеличение поступления регенерированного азота из донных отложений в верхние слои моря в середине 1980-х гг.

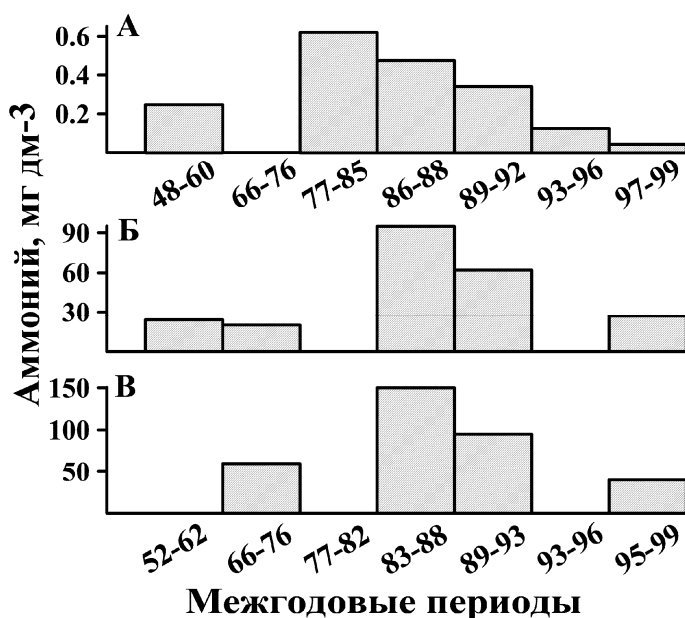


Рис. 3.7. Долговременные изменения концентрации аммония в дельте Сулинйского рукава Дуная (А), в поверхностном (Б) и придонном (В) слоях на северо-западном шельфе; воспроизведено по таблицам из (Северо-западная часть..., 2006)

Fig. 3.7. Long-term changes of the ammonium concentration in the delta of the Sulinian branch of the Danube (A), in the surface (Б) and bottom (В) layers on the north-western shelf; reproduced according to the tables in (Северо-западная часть..., 2006)

Известно, что аммоний является основной формой азота, которая образуется при минерализации органического вещества бактериями и бентосными организмами (Friedrich et al., 2002). Значительное увеличение его концентрации в придонном слое в середине 1980-х гг., наиболее вероятно, указывает, во-первых, на значительное накопление к этому времени органического вещества в донных отложениях и, во-

вторых, на увеличение поступления регенерированных биогенных элементов в придонный слой моря. Переход биогенных элементов из донных отложений в придонный слой увеличивался, как отмечалось выше, в теплый период года во время гипоксии (Северо-западная часть..., 2006), и именно с 1983 по 1990 г. было зафиксировано образование необычно большой гипоксиейной зоны в северо-западной части Черного моря площадью до 30–40 тыс. км² (Zaitsev, Alexandrov, 1997).

В свою очередь, значительное увеличение концентрации аммония в поверхностном слое в середине 1980-х гг. указывает на то, что в этот период существовали благоприятные условия для его перехода из придонного слоя в зону фотосинтеза. Этими условиями, по нашему мнению, могли быть существенные изменения гидрометеорологических условий в черноморском регионе, которые наблюдались во второй половине 20-го столетия (Северо-западная часть..., 2006; Belokopitov, 1998). Известно, что этот период характеризовался очень низкими зимними температурами воздуха и воды и соответственно чрезвычайно низкими температурами в ядре ХПС, что предполагало значительное обновление вод ХПС в зимние месяцы из-за очень низкой температуры воды на северо-западном шельфе (Belokopitov, 1998).

Интенсивное обновление вод ХПС в зимние месяцы, в свою очередь, предполагает интенсивное перемешивание на шельфе придонных и поверхностных вод и, как следствие, насыщение поверхностного слоя биогенными элементами. Более того, интенсификация конвективного перемешивания на шельфе также увеличивает физическое воздействие на бентосные организмы, что обычно сопровождается значительной интенсификацией их активности по минерализации органического вещества в донных отложениях (Nixon, 1988); и уже оба эффекта, наиболее вероятно, привели к увеличению концентрации аммония в 1983–1988 гг. как в придонном, так и в поверхностном слоях.

Из вышеприведенного анализа следует, что именно значительное увеличение поступления биогенных элементов из донных отложений в эвфотический слой способствовало дальнейшему увеличению первичной продукции на шельфе после середины 1980-х гг., что определялось несколькими факторами: 1) значительным накоплением органического вещества в донных отложениях во время первой фазы эвтрофикации, 2) образованием необычно больших гипоксийных зон, 3) интенсификацией зимнего конвективного перемешивания придонных и поверхностных вод вследствие чрезвычайно низких зимних температур, 4) увеличением физического воздействия на бентосные организмы в результате этой интенсификации конвективного перемешивания и как

следствие увеличением их активности по минерализации органического вещества в донных отложениях.

Таким образом, исследование долговременных изменений (с 1960-х до конца 1990-х гг.) функционально связанных гидрохимических и биологических индикаторов эвтрофикации на черноморском шельфе и анализ факторов, определяющих эти изменения, позволяют нам сделать вывод, что эвтрофикация в этом районе моря проходила в две фазы, которые различались основными источниками эвтрофирования. Если основным источником эвтрофикации в первой фазе (ранние 1970-е – середина 1980-х гг.) было необычно интенсивное поступление нитратов и фосфатов в море с речным стоком, то во второй фазе (вторая половина 1980-х – начало 1990-х гг.) эвтрофикация на черноморском шельфе развивалась главным образом за счет значительного увеличения в поступлении регенерированных биогенных элементов из донных отложений в водную толщу. Это значительное увеличение поступления биогенных элементов в водную толщу, обусловленное как антропогенными, так и природными факторами, обеспечило дальнейшее увеличение первичной продукции на шельфе, при стабилизовавшемся поступлении нитратов и фосфатов в море со стоком рек.

3.4. Пост-эвтрофикационный период

Несмотря на экологические проблемы, связанные с эвтрофикацией, которые в большинстве случаев продолжают существовать в настоящее время в развивающихся странах (Nixon, 2009), в конце 1990-х – начале 2000-х гг. стали появляться данные, свидетельствующие, что улучшение использования удобрений и управления животноводством в более богатых странах приводит к значительному уменьшению поступления азота и фосфора в пресноводные и прибрежные экосистемы (Conley, Josefson, 2001; Yamamoto, 2003; Carstensen et al., 2006; Greening, Janicki, 2006; Soetaert et al., 2006; Philippart et al., 2007). В свою очередь, уменьшение поступления биогенных элементов в водные экосистемы привело к появлению все большего числа исследований, посвященных развитию в водных системах нового явления, получившего названия: «олиготрофикация» (Nixon, 2009; Stockner et al., 2000), «разворот тренда» (Carstensen et al., 2006; Philippart et al., 2007) и «де-эвтрофикация» (Заика, 2011; Nathan et al., 2006).

Подобно исследованиям антропогенной эвтрофикации водных экосистем (о чем подробно изложено в главе 1), об олиготрофикации и ее последствиях на настоящий момент больше известно из работ, имеющих отношение прежде всего к пресноводным системам (Anderson et

al., 2005; Jeppesen et al., 2005; Ney, 1996; Stockner et al., 2000). Исследования лимнологов свидетельствуют о том, что олиготрофикация может приводить, так же как и эвтрофикация, к существенным изменениям в структуре и функционировании водных экосистем. Например, исследование 35 озер в Европе и Северной Америке показало, что уменьшение поступления биогенных элементов в озера может приводить к уменьшению биомассы фитопланктона и изменениям его таксономического состава, увеличению отношения биомасс зоо- и фитопланктона, уменьшению общих запасов рыб и увеличению относительной численности хищных рыб (Jeppesen et al., 2005).

Небольшое число примеров для морских экосистем предполагает, что их ответы на уменьшение поступления азота и фосфора с берега могут включать достаточно сложные изменения в структуре практически всех трофических уровней в пищевой сети, как было показано, например, для Внутреннего Японского моря (Yamamoto et al., 2003) и мелководного Ваттового моря на Балтике (Philippart et al., 2007). В отличие от водоемов, где количество поступающих в них биогенных элементов регулируется административными мерами, существенное уменьшение поступления азота и фосфора со стоком рек в Черное море, которое было отмечено приблизительно с середины 1990-х гг. (Cociasu, Popa, 2004, 2008; Oguz, Gilbert, 2007), наиболее вероятно, относится к спонтанному событию. Это уменьшение произошло не в результате направленных административных мер, а было связано с экономическим спадом в странах бывшего Советского Союза и социалистического блока в Восточной Европе, который, в свою очередь, привел к спонтанному снижению производства и использования фосфатных детергентов и минеральных удобрений в этих странах (Lemarchand, Le Guidec, 1997).

Исследования многолетних изменений индикаторов эвтрофикации черноморского шельфа выявили, что период после 1991/1992 гг. характеризовался достаточно резким (в течение 1–2 лет) синхронным изменением кислорода в поверхностном слое и на горизонте под термоклином в теплое время года и дальнейшими их квазистационарными концентрациями в обоих слоях до конца исследованного периода, т.е. в ранних 2000-х гг. (рис. 3.4 и 3.5). Подобные синхронные изменения концентрации кислорода в поверхностном слое и на горизонте под термоклином, в свою очередь, свидетельствуют о резком уменьшении первичной продукции на черноморском шельфе после 1991/1992 гг. и сохранении уменьшенных величин приблизительно на одном уровне в течение более 10 лет. Исходя из этих результатов исследованный нами пост-эвтрофикационный период (1993/1994 – начало 2000-х гг.) можно

характеризовать как период с квазистационарной летней первичной продукцией на черноморском шельфе, меньшей, чем в предыдущий период максимальной эвтрофикации приблизительно на 15–20%, согласно оценкам по изменению летней концентрации кислорода в поверхностном слое и на горизонте под термоклинном (рис. 3.4 и 3.5).

Вместе с тем следует отметить также, что определение эвтрофикации, данное С. Никсоном (Nixon, 1995) как «увеличение в скорости поступления органического вещества в экосистему», которым мы руководствуемся в нашем исследовании, предполагает наличие положительного тренда первичной продукции, что и было показано нами для черноморского шельфа согласно синхронному изменению концентрации кислорода в поверхностном слое и на горизонте под термоклинном в летние месяцы для периода с 1960-х до начала 1990-х гг. (рис. 3.4 и 3.5). Логично полагать, что обратный процесс, т.е. олиготрофикация, в свою очередь, должен характеризоваться отрицательным трендом первичной продукции. Следовательно, отсутствие сколько-нибудь продолжительного отрицательного тренда первичной продукции в исследованном нами пост-эвтрофикационном периоде не позволяет сделать вывод об олиготрофикации (как процессе) черноморского шельфа после начала 1990-х гг.

Chapter 3 describes the analysis of long-term changes of eutrophication indicators on the Black Sea shelf and suggests possible mechanisms of the process in this part of the sea, indicating the role of the sea physical and hydrochemical structures in the eutrophication mechanisms, as well as their changes in the second half of the 20th century as a result of anthropogenic and climatic factors.

Глава 4

МЕХАНИЗМЫ ЭВТРОФИКАЦИИ ГЛУБОКОВОДНОЙ ЧАСТИ МОРЯ

4.1. Тренды индикаторов эвтрофикации

4.1.1. Хлорофилл *a* в поверхностном слое и параметры его вертикального профиля в летний период

В глубоководной части Черного моря долговременные тренды хлорофилла *a* в поверхностном слое в летние месяцы были идентичными его трендам в глубинном летнем максимуме (рис. 4.1, А, Б). Концентрация Хл *a* изменялась незначительно с 1964 г. до середины 1980-х гг., составляя в среднем $0,15 \pm 0,03$ и $0,38 \pm 0,05$ мг·м⁻³ соответственно в поверхностном слое и глубинном максимуме. После 1985 г. она увеличилась со скоростью $\sim 0,06$ мг·м⁻³·год⁻¹ в поверхностном слое и $0,12$ мг·м⁻³·год⁻¹ в глубинном максимуме, достигнув в 1990–1992 гг. соответственно $0,55 \pm 0,19$ и $1,16 \pm 0,38$ мг·м⁻³. Однако уже в 1993/1994 гг. концентрация Хл *a* в летние месяцы уменьшилась приблизительно в 2–2,5 раза по сравнению с 1990–1992 гг. и изменялась незначительно в дальнейшем до конца исследованного периода (ранние 2000-е гг.), составляя в среднем $0,22 \pm 0,06$ и $0,53 \pm 0,15$ мг·м⁻³ соответственно в поверхностном слое и глубинном максимуме.

Следует отметить, что в расчетах средних значений концентрации Хл *a* не учитывались необычно высокие для летних месяцев значения, которые были получены в июле 1992 г. (приблизительно 1,0–2,5 и 2,0–3,5 мг·м⁻³ соответственно в поверхностном слое и глубинном максимуме; Yilmaz et al., 1998; Yunev et al., 2002), поскольку такие высокие летние концентрации Хл *a* были получены только единожды (именно в июле 1992 г.) в исследованиях его сезонной динамики и многолетних трендов (Yunev et al., 2002, 2005). Наиболее вероятно, что эти высокие концентрации Хл *a* были результатом интенсивного цветения мелкоразмерных видов водорослей (в основном кокколитофорид *Emiliania huxley*), когда их вклад в общую численность фитопланктона в глубоководной части Черного моря составил до 91,4% по сравнению с 45,5% в 1991 г. (Георгиева, 1993; Маньковский и др., 1996; Yilmaz et al., 1998).

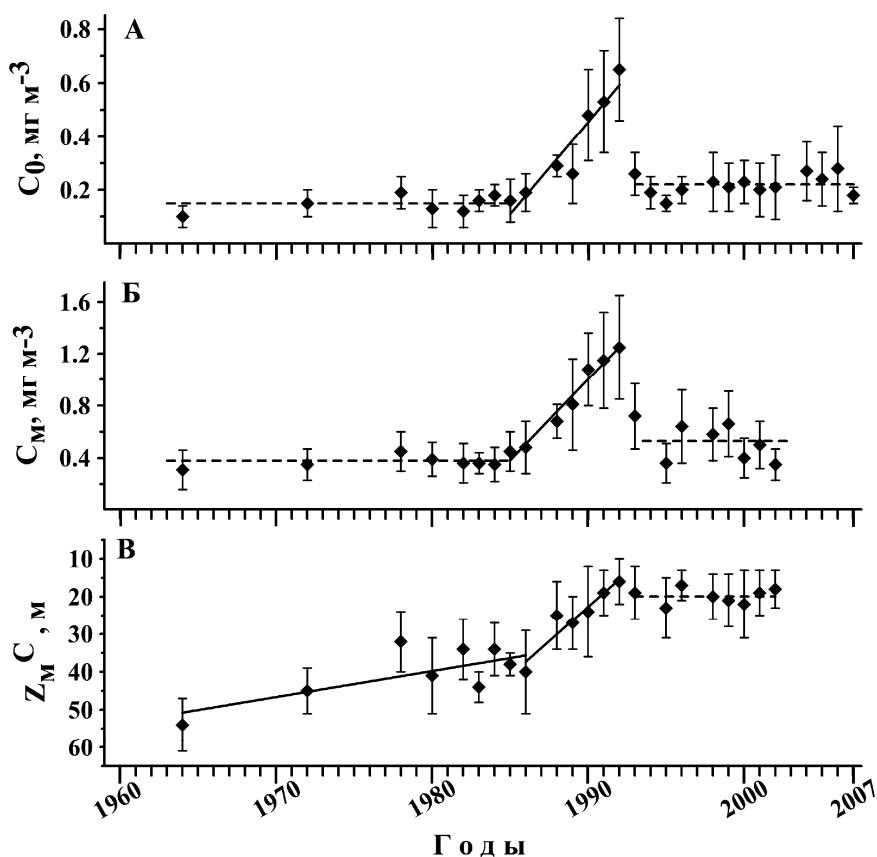


Рис. 4.1. Долговременные изменения в глубоководной части Черного моря: (А) хлорофилла *a* в поверхностном слое в летние месяцы и (Б) глубинном летнем максимуме, (В) глубины залегания максимума хлорофилла *a*. На этом и других графиках многолетних изменений индикаторов эвтрофикации сплошными линиями отмечены тренды индикаторов, пунктирными линиями – периоды с их квазистационарными значениями, указаны также стандартные отклонения

Fig. 4.1. Long-term variability in the open Black Sea: (A) of summer chlorophyll *a* in the surface layer and (Б) in the deep summer maximum, (В) the depth of occurrence of chlorophyll *a* deep maximum (B). On this and other figures of long-term variability in eutrophication indicators: unbroken lines indicate trends of indicators, dashed lines – quasi-stationary periods for the different parameters, standard deviations are marked by the error bars

Хотя механизм, ответственный за вспышку численности кокколи-тофорид в июле 1992 г., до конца не ясен, можно предположить, что это явление связано не с антропогенным воздействием, а с необычно низкими зимними температурами 1991–1992 гг., которые, в свою очередь, могут быть связаны с устойчивой атмосферной аномалией, кото-

рая наблюдалась в регионе Восточного Средиземноморья и Черного моря вследствие извержения вулкана Пинатубо на Филиппинах в июле 1991 г. (Ozsoy, Ünlüata, 1997). Это событие оказало значительное влияние на многие экосистемы, особенно в северном полушарии (Halpert et al., 1993). Например, извержение Пинатубо и последовавшие аномально низкие зимние температуры воздуха в 1991–1992 гг. стимулировали необычно глубокое (до глубины >850 м) вертикальное перемешивание вод залива Элиат в Красном море, которое увеличило снабжение поверхностных вод биогенными элементами и вызвало необычно интенсивное цветение водорослей летом 1992 г. (Genin et al., 1995).

В свою очередь, локализация глубинного летнего максимума Хл *a* (рис. 4.1, В) достоверно уменьшалась с 1960-х до начала 1990-х гг.: с 54 ± 7 м (1964 г.) до 38 ± 9 м (1982–1986 гг.) со скоростью $0,68 \text{ м} \cdot \text{год}^{-1}$ и затем до 18 ± 3 м (1991–1993 гг.) со скоростью $3,66 \text{ м} \cdot \text{год}^{-1}$. После 1993 г. наблюдалось небольшое заглубление максимума Хл *a* и стабилизация глубины его залегания на уровне 20 ± 3 м до конца исследованного периода (2002 г.).

4.1.2. Параметры вертикального профиля нитратов

Долговременные тренды параметров вертикального профиля нитратов существенным образом отличались от трендов профиля Хл *a* (рис. 4.2). В квазистационарный для летних концентраций Хл *a* период до середины 1980-х гг. (рис. 4.2, А, Б) наблюдалось значительное увеличение обеих характеристик вертикального профиля нитратов: концентрация в глубинном максимуме увеличилась с $1,95 \pm 0,74 \text{ } \mu\text{М}$ (1969 г.) до $9,10 \pm 0,31 \text{ } \mu\text{М}$ (1985–1992 гг.), т.е. приблизительно в 5 раз, и средний градиент концентрации нитратов в слое между максимумами Хл *a* и нитратов увеличился соответственно на «циклонических», «нейтральных» и «антициклонических» станциях с $0,03 \pm 0,02$, $0,02 \pm 0,01$ и $0,01 \pm 0,008 \text{ } \mu\text{М} \cdot \text{м}^{-1}$ до $0,26 \pm 0,02$, $0,13 \pm 0,03$ и $0,09 \pm 0,02 \text{ } \mu\text{М} \cdot \text{м}^{-1}$, т.е. в среднем приблизительно в 8 раз в разных районах моря. Напротив, в период с середины 1980-х гг. до 1992 г., когда наблюдалось существенное увеличение концентрации Хл *a* как в поверхностном слое, так и в глубинном максимуме (приблизительно в 3–4 раза), обе характеристики вертикального профиля нитратов изменялись незначительно. Однако после 1991 г. наблюдались резкое уменьшение N_m и dN/dZ и их стабилизация до конца исследованного периода, подобно C_0 и C_m .

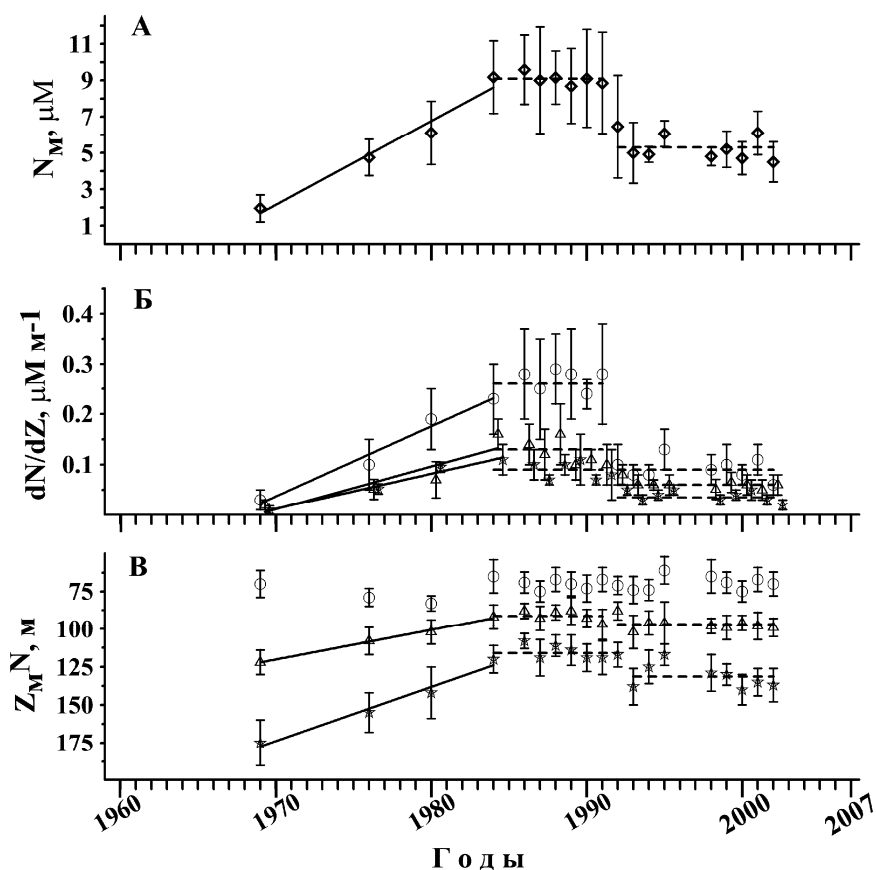


Рис. 4.2. Долговременные изменения параметров вертикального профиля нитратов в глубоководной части Черного моря: (А) среднегодовой концентрации нитратов в глубинном максимуме, (Б) среднего градиента концентрации нитратов в слое между глубинными максимумами нитратов и Хл *a* и (В) глубины залегания максимума нитратов. На Б и В различные символы обозначают «циклонические» (○), «нейтральные» (▲) и «антициклонические» (★) станции

Fig. 4.2. Long-term variability of the vertical profile parameters of nitrates in the open Black Sea: (A) the average annual concentration of nitrates in the depth maximum, (Б) the average gradient of nitrate concentration in the layer between the deep maxima of nitrates and Chl *a* and (B) the depth of occurrence of the nitrates deep maximum. On Б and B, different symbols denote "cyclonic" (○), "neutral" (▲) and "anticyclonic" (★) stations

Глубина залегания максимума нитратов уменьшалась до середины 1980-х гг. в районах, нейтральных по отношению к процессам подъема или опускания вод, и районах с преобладанием антициклонического типа циркуляции, но практически не менялась на «циклонических» станциях с начала и до конца исследованного периода (1969–2002 гг.)

(рис. 4.2, В). С середины 1980-х гг. тренды Z_M^N на «нейтральных» и «антициклонических» станциях были аналогичными трендам двух других параметров вертикального профиля нитратов, а именно стабилизация до начала 1990-х гг., резкое изменение в 1993 г. по сравнению с предыдущим периодом и стабилизация до конца исследованного периода.

4.1.3. Глубина видимости диска Секки в летний период

Долговременные тренды $Z_{ДС}$ в глубоководной части Черного моря в летние месяцы (рис. 4.3), приемлемого для этой части моря непрямого индикатора эвтрофикации (Маньковский и др., 1996; Vladimirov et al., 1999; Yunev et al., 2005, 2007), были аналогичными трендам локализации глубинного летнего максимума Хл *a* (рис. 4.1, В): $Z_{ДС}$ уменьшилась с 24 ± 2 м (1960-е гг.) до 14 ± 3 м (1984–1986 гг.) со скоростью $0,42$ м·год⁻¹ и далее до 6 ± 2 м (1990–1992 гг.) со скоростью $1,16$ м·год⁻¹. После 1993 г. наблюдалось более чем двукратное увеличение видимости диска Секки и ее стабилизация на уровне 11 ± 3 м до конца периода исследования (2007 г.).

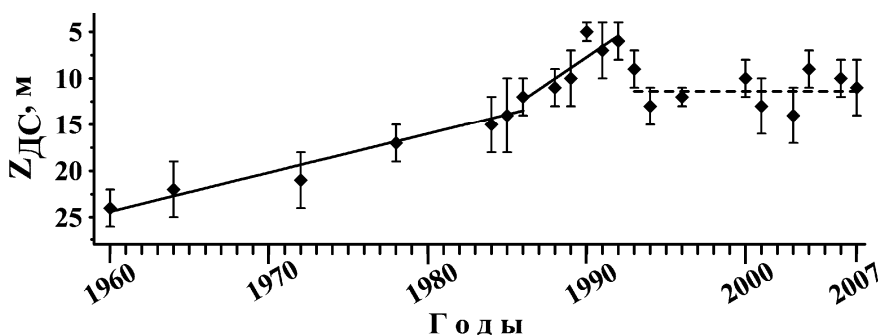


Рис. 4.3. Долговременные изменения глубины видимости диска Секки в глубоководной части Черного моря в летние месяцы

Fig. 4.3. Long-term changes of the Secchi disk depth in the open Black Sea in summer

4.2. Особенности долговременных изменений индикаторов эвтрофикации

Сопоставление долговременных изменений прямых индикаторов эвтрофикации (Хл *a* и нитратов) в глубоководной части Черного моря выявило два межгодовых периода с существенными различиями в трендах функционально связанных биологических и гидрохимических характери-

стик. В первом периоде (1970-е – первая половина 1980-х гг.) наблюдалось, с одной стороны, значительное увеличение концентрации нитратов в глубинном максимуме (рис. 4.2, А), соответствующее увеличению их поступления в Черное море из береговых источников (Kononov et al., 1999). С другой стороны, в этот период наблюдалось незначительное изменение летней концентрации Хл *a* как в поверхностном слое, так и в его глубинном максимуме (рис. 4.1, А, Б). Напротив, во втором периоде (вторая половина 1980-х – начало 1990-х гг.) значительное увеличение концентрации Хл *a* происходило при квазистационарных концентрациях нитратов в их глубинном максимуме (рис. 4.2, А), что, в свою очередь, совпадало со стабилизацией поступления биогенных веществ с речным стоком (Северо-западная часть..., 2006; Cociasu et al., 1996; Kononov et al., 1999; Mee, 1992; Oguz, Gilbert, 2007).

Отсутствие положительного тренда одного из основных биологических индикаторов эвтрофикации, а именно хлорофилла *a*, в 1970-х – первой половине 1980-х гг. и его ярковыраженный положительный тренд после середины 1980-х гг., безусловно, являлось основанием, чтобы прийти к выводу, что эвтрофикация глубоководной части Черного моря началась только с середины 1980-х гг. Действительно, анализируя данные многолетних изменений общей биомассы летнего фитопланктона в слое 0–100 м в этой части Черного моря, А. Микаелян и соавторы (Mikaelyan et al., 2013) обозначают в своей работе период до середины 1980-х гг. как доэвтрофикационный. В то же время существенные изменения не прямых индикаторов эвтрофикации (кислорода и силикатов) до середины 1980-х гг. свидетельствовали об эвтрофикации глубоководной части Черного моря именно уже в 1970-х гг.

Вертикальный профиль распределения кислорода в глубоководной части Черного моря во многом определяется присутствием основного пикноклина и состоит из трех различных участков (рис. 4.4): а) верхнего (до глубин с $\sigma_t \approx 14,5$ –14,7), где содержание кислорода определяется его растворимостью при наблюдаемых значениях температуры и солености и обычно составляет 90–110% этой величины, б) оксиклина ($\sigma_t \approx 14,6$ –15,6), где концентрация кислорода быстро уменьшается до значений 10–30 μM и в) переходного от аэробной к анаэробной зоне ($\sigma_t \approx 15,6$ –16,6), где концентрация кислорода не превышает 2–10 μM (Kononov, Muray, 2001).

Известно также, что от 75 до 95% продуцируемого в эвфотическом слое взвешенного органического вещества окисляется в аэробной зоне Черного моря (Deuser, 1971; Lein, Ivanov, 1991; Karl, Knauer, 1991). Поэтому предполагаемое повышение уровня первичной продукции и соответственно биомассы фитопланктона в 1970-х – первой половине 1980-х гг.

должно было привести к соответствующему увеличению в нижних слоях аэробного слоя потребления кислорода в процессе окисления оседающего взвешенного органического вещества фитопланктонного происхождения.

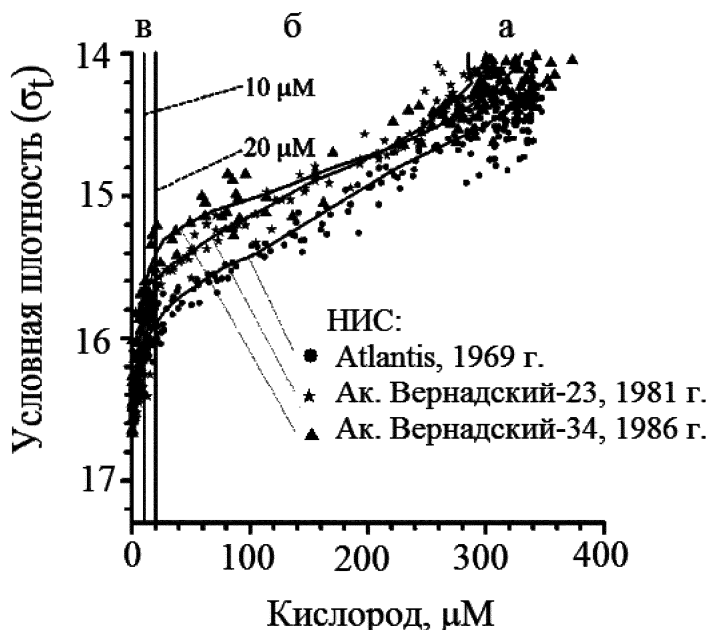


Рис. 4.4. Вертикальные профили распределения кислорода в шкале условной плотности в глубоководной части Черного моря в разные годы. Сплошные линии на профилях – среднее распределение кислорода для отдельных лет

Fig. 4.4. Vertical distribution of oxygen versus sigma-t scale in the open Black Sea for different years. Solid line profiles represent an average distribution of oxygen derived from individual cruise data sets

Логично полагать, что этот результат лучше должен быть виден в более глубоких слоях пикноклина, поскольку скорость оседания взвешенного органического вещества в этих слоях уменьшается из-за увеличения вертикального градиента плотности в средней части слоя основного пикноклина, что увеличивает время взаимодействия взвешенного органического вещества с кислородом. Действительно, многолетние изменения содержания кислорода в слое оксиклина ($\sigma_t \approx 15,6$) и суб-кислородной зоне ($\sigma_t \approx 15,8$) показывают приблизительно пятикратное его уменьшение в период с середины 1970-х до середины 1980-х гг. (рис. 4.5).

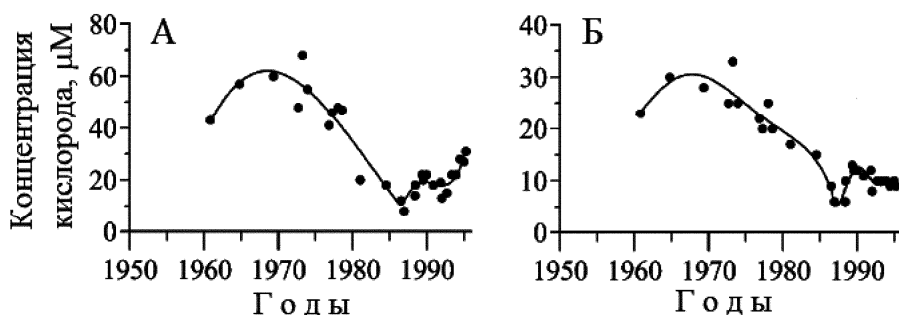


Рис. 4.5. Долговременные изменения среднегодовой концентрации кислорода в глубоководной части Черного моря: А) в оксиклине ($\sigma_t = 15,6$) и Б) суб-кислородной зоне ($\sigma_t = 15,8$) (Kononov, Murray, 2001)

Fig. 4.5. Long-term variability of the average annual oxygen concentration in the open Black Sea: А) in oxycline ($\sigma_t = 15.6$) and Б) sub-oxic zone ($\sigma_t = 15.8$); from (Kononov, Murray, 2001)

Вертикальное распределение силикатов в глубоководной части Черного моря характеризуется постепенным увеличением концентрации с глубиной: от менее $\sim 15 \mu\text{M}$ в поверхностном слое до $\sim 100\text{--}300 \mu\text{M}$ в анаэробной зоне (рис. 4.6). Заметное уменьшение концентрации силикатов в аэробном слое глубоководной части Черного моря в 1970-х – первой половине 1980-х гг., которое первоначально было отмечено из сопоставления данных рейса НИС Atlantis (1969 г.) с данными НИС Knorr (1988 г.) (Tugrul et al., 1992) и НИС Профессор Водяницкий (1992 г.) (Humborg et al., 1997), авторы связывали в основном с трехкратным уменьшением годового поступления этого биогенного вещества в море с водами Дуная: с $800 \times 10^3 \text{ т}$ в 1959–1960 гг. (Алмазов, 1961) до $(230\text{--}320) \times 10^3 \text{ т}$ в 1990-х гг. (Cociasu et al., 1996; Humborg et al., 1997). Причиной такого уменьшения поступления силикатов в море авторы считали строительство многочисленных дамб на Дунае в 1970-х гг., способствующее осаждению силикатов (и других биогенных веществ) в водохранилищах, создаваемых при строительстве дамб – так называемый эффект «искусственного озера», как уже было отмечено в главе 3.

Вместе с тем данные многолетних изменений концентрации силикатов на изопикнах с $\sigma_t = 14,0$ и $16,4$, кроме подтверждения значительного уменьшения концентрации силикатов в аэробном слое, свидетельствуют также об их почти двукратном увеличении в анаэробном слое (рис. 4.7). Более того, между распределением силикатов на $\sigma_t = 14,0$ (рис. 4.7, А) и $16,4$ (рис. 4.7, Б) с конца 1960-х до середины 1980-х гг. существует тесная линейная корреляция ($r = 0,75$) (Kononov, Murray, 2001).

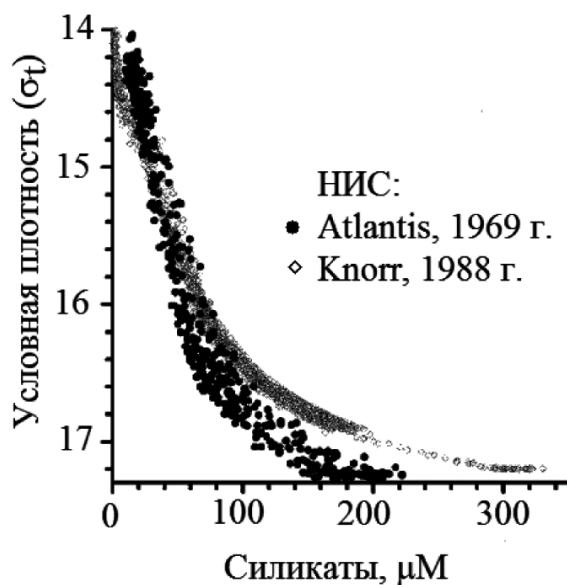


Рис. 4.6. Вертикальные профили распределения силикатов в шкале условной плотности в глубоководной части Черного моря в разные годы по данным рейсов НИС Atlantis и Knorr

Fig. 4.6. Vertival distribution of silicate versus sigma-t scale in the open Black Sea for different years according to individual cruise data sets

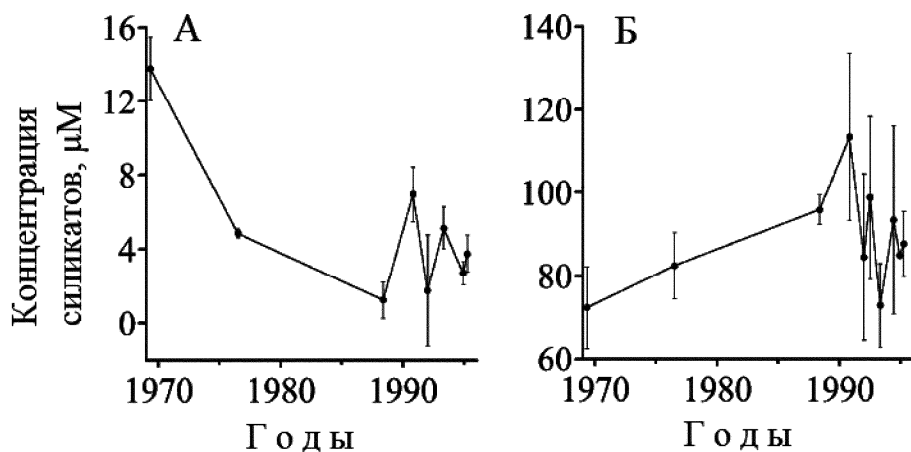


Рис. 4.7. Долговременные изменения среднегодовой концентрации силикатов в глубоководной части Черного моря: А) в аэробном слое ($\sigma_t = 14,0$) и Б) в слое основного пикноклина ($\sigma_t = 16,4$) (Kononov, Murray, 2001)

Fig. 4.7. Long-term variability of the average annual concentration of silicates in the open Black Sea: A) in the aerobic layer ($\sigma_t = 14.0$) and B) in the main pycnocline layer ($\sigma_t = 16.4$); from (Kononov, Murray, 2001)

Следовательно, противоположные временные тренды концентрации силикатов в аэробном и анаэробном слоях и тесная линейная корреляция между ними в 1970-х – первой половине 1980-х гг. указывают на увеличение в этот период потока силикатов из аэробного в анаэробный слой. Поэтому наиболее вероятно, что многолетний тренд концентрации силикатов в аэробном слое (рис. 4.7, А) свидетельствует не о лимитирующей роли силикатов в фотосинтезе диатомовых водорослей в 1970-х – первой половине 1980-х гг. за счет их уменьшения поступления в море с водами Дуная, как это полагали Humborg et al. (1997) и Tugrul et al. (1992), а об увеличении осаждения отмерших диатомовых водорослей, использующих силикаты для построения своего панциря, после их массового развития (цветения). В свою очередь, бактериальная деструкция осаждаемого взвешенного органического вещества фитопланктонного происхождения приводила к наблюдаемому существенному отрицательному тренду концентрации кислорода в слое оксиклина и субкислородной зоне (рис. 4.5).

Учитывая описанные выше многолетние изменения концентрации кислорода и силикатов, совпадение трендов концентрации нитратов в глубинном максимуме с их поступлением в Черное море с речным стоком и то, что поступление нитратов из верхней половины их глубинного максимума в зону фотосинтеза в глубоководной части моря является основным источником «новой» продукции фитопланктона в эвфотической зоне (разъяснение приведено в главе 2), полученные значительные расхождения в многолетних изменениях биологических и гидрохимических индикаторов эвтрофикации в разные периоды могут показывать нелинейность ответа пелагической зоны на необычно высокое поступление нитратов в море.

Причиной этой нелинейности, согласно современным представлениям о механизмах эвтрофикации морских экосистем (Cloern, 2001), наиболее вероятно, являются особенности физических характеристик глубоководной части Черного моря (так называемые фильтры), которые могут модулировать количество нитратов, поступающих из верхней половины их глубинного пика в эвфотический слой в течение года. Поэтому, чтобы объяснить расхождения в многолетних изменениях параметров, характеризующих эвтрофикацию и ее последствия, рассмотрим более детально физические характеристики, которые могут влиять на уровень «новой» продукции в глубоководной части Черного моря.

4.3. Физические характеристики, модулирующие уровень эвтрофикации в глубоководной части моря

Расположение максимума нитратов в постоянном пикноклине и образование глубинного летнего максимума Хл *a* в сезонном пикноклине, который возникает как следствие развития летнего термоклина (рис. 4.8), означают, что высокие значения вертикальных градиентов плотности в достаточно протяженном стратифицированном слое между S_m и N_m являются эффективным барьером, препятствующим поступлению нитратов из верхней половины их пика в эвфотический слой в теплое время года. В результате в доэвтрофикационном периоде были получены низкие концентрации Хл *a* в глубинном летнем максимуме и соответственно в поверхностном слое (рис. 4.1, А, Б). Логично полагать также, что питание фитопланктона в теплое время года в доэвтрофикационном периоде осуществлялось в основном за счет регенерированных в эвфотическом слое биогенных элементов, что, естественно, не могло приводить к увеличению первичной продукции.

В свою очередь, в зимние месяцы вследствие охлаждения и соответственно конвективного перемешивания образуется изотермический слой, простирающийся в глубоководной части Черного моря до глубин приблизительно 70–80 м и глубже, т.е. до глубин с $\sigma_t = 15,2\text{--}15,8$ (Мамаев и др., 1994; Филиппов, 1968). Следовательно, протяженность перемешанного слоя до верхней половины пика нитратов дает возможность для их поступления в эвфотический слой в зимние месяцы, что должно способствовать развитию фитопланктона, включая случаи его цветения. Однако с учетом того, что 1960-е гг. характеризовались низкими значениями N_m и dN/dZ , а также довольно глубоким залеганием N_m на “нейтральных” и “антициклонических” станциях (рис. 4.2), наиболее вероятно, что поступление нитратов в эвфотический слой во время зимнего конвективного перемешивания в этот период было незначительным и осуществлялось в основном только на куполах циклонических круговоротов. Естественно, что это обеспечивало малоинтенсивное развитие диатомовых водорослей в целом по морю и, следовательно, невысокие для доэвтрофикационного периода значения первичной продукции и соответственно биомассы фитопланктона и концентрации Хл *a* в глубоководной части Черного моря.

В отличие от теплого времени года, для которого были получены низкие концентрации Хл *a* (рис. 4.1, А, Б) и биомассы фитопланктона (Mikaelyan et al., 2013), биологические данные, подтверждающие низкую интенсивность развития фитопланктона в зимне-ранневесенние месяцы в доэвтрофикационном периоде, отсутствуют. Первые опреде-

ления зимней концентрации Хл *a* в глубоководной части Черного моря были сделаны в 1986 г. (Юнев, 1989) и зимней первичной продукции – в 1988 г. (Финенко, Крупаткина, 1993), а данные по многолетним изменениям биомассы фитопланктона публикуются только для теплого времени года (Маштакова, Роухияйнен, 1979; Mikaelyan et al., 2013; Nesterova et al., 2008; Vinogradov et al., 1999a).

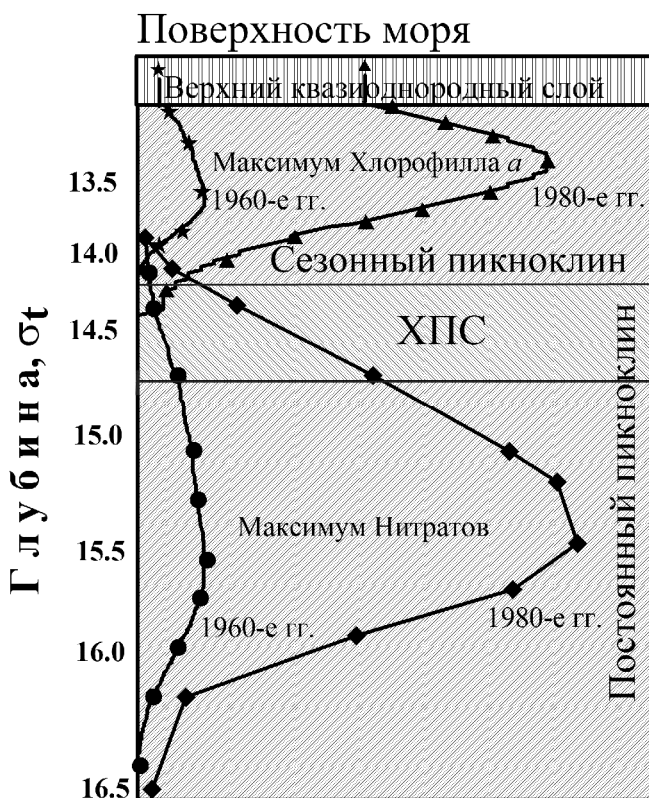


Рис. 4.8. Типичное вертикальное распределение (относительно условной плотности) в глубоководной части Черного моря в теплое время года: хлорофилла *a* (★ и ▲) и нитратов (● и ◆) соответственно в 1960-е и 1980-е гг. Показаны также положения верхнего квазиоднородного и холодного промежуточного слоев, сезонного и постоянного пикноклинов

Fig. 4.8. Typical vertical distribution (versus σ_t) in the water column of the open Black Sea during warm months: of chlorophyll *a* (★ and ▲) and nitrate (● and ◆), correspondingly in 1960s and 1980s. Location of the upper quasihomogeneous and cold intermediate layers, seasonal and permanent pycnoclines are shown

Тем не менее о низкой интенсивности развития диатомовых водорослей в зимне-ранневесенние месяцы в доэвтрофикационном периоде

свидетельствуют гидрохимические параметры для этого периода в сравнении с последующими годами: сравнительно высокие концентрации силикатов для аэробного слоя и низкие для анаэробной зоны (рис. 4.7), а также сравнительно высокие концентрации кислорода в слое оксиклина и субкислородной зоне (рис. 4.5). В данном случае можно также отметить, что концентрации силикатов и кислорода в 1969 г. были получены по измерениям в марте–апреле (Kononov, Murray, 2001), т.е. непосредственно после зимне-ранневесеннего цветения фитопланктона, фиксируя, таким образом, для доэвтрофикационного периода невысокую интенсивность процессов: 1) потребления силикатов диатомовыми водорослями во время их цветения, 2) поступления силикатов в анаэробную зону с отмершими водорослями и 3) потребления кислорода при бактериальной деструкции в глубинных слоях поступающего из зоны фотосинтеза органического вещества.

4.4. Различные фазы эвтрофикации глубоководной части моря

4.4.1. Первая фаза

Кроме интенсивного поступления в море азота (Северо-западная часть..., 2006; Cociasu et al., 1996; Kononov et al., 1999; Mee, 1992; Oguz, Gilbert, 2007) и сопровождающегося увеличения N_M (рис. 4.2, А), а также описанных выше изменений в вертикальном распределении кислорода и силикатов (рис. 4.5 и 4.7), к середине 1980-х гг. в результате изменений интенсивности атмосферных осадков, испарения, речного стока и водообмена Черного моря через проливы с Азовским и Мраморным морями в глубоководной части моря произошел значительный подъем постоянного пикноклина (Kononov et al., 1999). В свою очередь, этот подъем сопровождался подъемом глубины залегания максимума нитратов на «нейтральных» и «антициклонических» станциях (рис. 4.2, В), а также увеличением градиента концентрации нитратов в слое между глубинными максимумами летнего Хл a и нитратов (рис. 4.2, Б). Связь между подъемом постоянного пикноклина и глубиной залегания максимума нитратов объясняется существующим в Черном море жестким соответствием экстремумов вертикального распределения основных гидрохимических характеристик, включая максимум нитратов, узким изопикническим слоям и изменением глубин их залегания вместе с изменением положения основного пикноклина (Виноградов, Налбандов, 1990).

Следовательно, значительный положительный тренд N_M (его увеличение приблизительно в 5 раз), а также подъем Z_M^N на «нейтральных» и

“антициклонических” станциях в среднем на 50–70 м в глубоководной части моря к середине 1980-х гг. (рис. 4.2) определенно свидетельствовали об увеличении поступления нитратов во время зимней конвекции из глубины в эвфотический слой в первой фазе эвтрофикации и, следовательно, об увеличении частоты, интенсивности и пространственной протяженности зимне-ранневесенних «цветений» диатомового комплекса. Об этом также свидетельствовали существенные изменения не прямых индикаторов эвтрофикации к середине 1980-х гг. по сравнению с доэвтрофикационным периодом: уменьшение концентрации кислорода в слое оксиклина и суб-кислородной зоне соответственно приблизительно с 55 до 10 μM и с 28 до 8 μM (рис. 4.5), а также уменьшение концентрации силикатов в аэробном (приблизительно с 14 до 2 μM) и увеличение в анаэробном (с 70 до 90 μM) слоях (рис. 4.7).

Более того, можно отметить, что вышеприведенные тренды кислорода и силикатов в 1970-х – первой половине 1980-х гг. были получены, как и данные для доэвтрофикационного периода, в основном по измерениям в марте–апреле (Kononov, Murray, 2001), т.е. непосредственно после зимне-ранневесеннего цветения диатомовых водорослей. Это является дополнительным подтверждением увеличения в этот период интенсивности процессов в холодное время года, которые были малоинтенсивными в доэвтрофикационном периоде, а именно потребления силикатов диатомовыми водорослями во время их цветения, поступления силикатов в анаэробную зону с отмершими водорослями и потребления кислорода при бактериальной деструкции в глубинных слоях поступающего из зоны фотосинтеза органического вещества.

В то же время отсутствие положительного тренда летнего $\text{Xл } a$ до середины 1980-х гг. (рис. 4.1, А, Б) свидетельствует о том, что, несмотря на существенные изменения в характеристиках вертикального профиля нитратов в этом периоде (рис. 4.2, А, Б), вертикальные градиенты плотности в стратифицированном слое между C_m и N_m (рис. 4.8) продолжали оставаться эффективным барьером, препятствующим поступлению нитратов из верхней половины их пика в эвфотический слой в теплое время года. Вместе с тем об эвтрофикации глубоководной части Черного моря в летние месяцы 1970-х – первой половины 1980-х гг. свидетельствуют данные по многолетним изменениям такого непрямого индикатора эвтрофикации, как глубина видимости диска Секки (рис. 4.3).

Известно, что к основным эффектам эвтрофикации морских экосистем относится не только увеличение первичной продукции и соответственно биомассы фитопланктона (концентрации $\text{Xл } a$), но и уменьшение элементных соотношений Si:N и Si:P до значений, часто не явля-

ющихся оптимальными для роста диатомовых водорослей (Kristiansen, Hoell, 2002; Redfield et al., 1963). Это, в свою очередь, вызывает изменения в составе фитопланктонного сообщества – переход от доминирования диатомовых к преобладанию динофлагеллят и мелкоразмерных видов, преимущественно кокколитофорид и жгутиковых (Sommer et al., 2002). Поэтому наиболее вероятной причиной почти двукратного уменьшения прозрачности воды в теплое время года в глубоководной части моря к концу первой фазы эвтрофикации (с 24 ± 2 м в 1960-х гг. до 14 ± 3 м в 1984–1986 гг.; рис. 4.3), при отсутствии положительного тренда $Хл\ a$ (следовательно, увеличения биомассы фитопланктона), является увеличение численности именно мелкоразмерного фитопланктона.

К сожалению, подробные данные по многолетним изменениям различных видов фитопланктона в глубоководной части моря отсутствуют. Тем не менее доступные данные по значительному уменьшению элементного соотношения Si:N (в 15–30 раз) (Humborg et al., 1997; Yunev et al., 2007) и значительному увеличению (приблизительно в 70 раз!) доли мелкоразмерных видов фитопланктона на черноморском шельфе в 1980-х гг. по сравнению с 1960-ми гг. (Bodeanu, 1989) дают основание полагать, что похожие изменения в фитопланктонном сообществе в 1970-х – первой половине 1980-х гг. имели место и в глубоководной части Черного моря, и полученное уменьшение $Z_{дс}$ в теплое время года в этой части моря произошло именно в результате эвтрофикации и ее эффектов.

4.4.2. Вторая фаза

Во второй фазе эвтрофикации глубоководной части Черного моря (вторая половина 1980-х – ранние 1990-е гг.) уже наблюдалось значительное увеличение летней концентрации $Хл\ a$ как в поверхностном слое, так и в глубинном максимуме (рис. 4.1, А, Б). Кроме того, несмотря на немногочисленность данных, анализ многолетних изменений $Хл\ a$ для холодного времени года свидетельствовал о его заметном увеличении в 1988 и 1990 гг. по сравнению с 1986 г. для месяцев зимне-ранневесеннего цветения фитопланктона (февраль–март) (рис. 4.9), хотя это увеличение было не столь выражено, как для теплого времени года.

В данном случае следует отметить, что основная особенность внутригодовой динамики $Хл\ a$ в глубоководной части Черного моря, а именно постепенное увеличение его концентрации в поверхностном слое от лета к пику зимне-ранневесеннего цветения фитопланктона

(Yunev et al., 2002), является дополнительным ограничением для исследования долговременных изменений Хл *a* в поверхностном слое в холодное время года и причиной деления интервала с октября по апрель на три более коротких квазистационарных интервала: 1) месячный интервал с относительно низкими концентрациями Хл *a* ($\sim 0,4\text{--}0,8 \text{ мг}\cdot\text{м}^{-3}$) в октябре–декабре и апреле, 2) интервал зимне-ранневесеннего цветения фитопланктона с высокими концентрациями Хл *a* (более $\sim 1,2 \text{ мг}\cdot\text{м}^{-3}$) в феврале–марте и 3) месяцы с промежуточными концентрациями Хл *a* ($\sim 0,8\text{--}1,2 \text{ мг}\cdot\text{м}^{-3}$) в январе и марте, которые были получены непосредственно до и после интенсивного цветения фитопланктона, обычно имеющего продолжительность не более 2–3 нед (Микаэлян и др., 1992; Mikaelyan, 1995). В результате такого вынужденного деления на месячные интервалы существенно уменьшалось количество данных, доступных для характеристики долговременного тренда Хл *a* в период зимне-ранневесеннего цветения фитопланктона во второй фазе эвтрофикации (рис. 4.9).

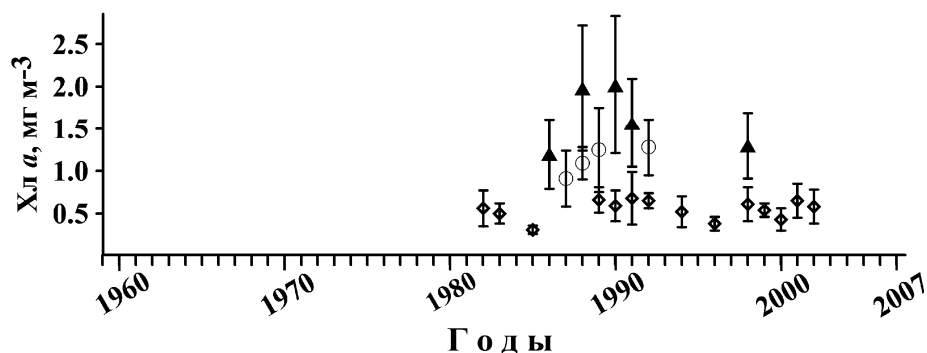


Рис. 4.9. Долговременные изменения Хл *a* в глубоководной части Черного моря в холодное время года: октябрь–декабрь и апрель (◇), февраль–март (▲), январь и март (○)

Fig. 4.9. Long-term variability of Chl *a* in the open Black Sea in the cold season: October–December and April (◇), February–March (▲), January and March (○)

Значительное увеличение летней концентрации Хл *a* во второй фазе эвтрофикации (рис. 4.1, А, Б), происходившее при стабилизации параметров вертикального профиля нитратов (рис. 4.2, А, Б), указывало на то, что в этот период появилась возможность транспорта нитратов сквозь вертикальные градиенты плотности в слое между S_m и N_m именно в теплое время года. Такой вертикальный транспорт нитратов в глубоководной части моря в летние месяцы в принципе может осуществляться за счет усиления турбулентного перемешивания в стратифици-

рованном слое градиентов плотности, которое вызывается ветровой активностью и адвективными (горизонтальными) течениями, как было показано в проливе Каттегат (Møller, 1996; Richardson, 1996).

Вместе с тем следует отметить, что, в отличие от Каттегата, транспорт нитратов в теплое время года из стратифицированного слоя между пиками Хл a и нитратов в эвфотический слой за счет ветрового перемешивания в Черном море вряд ли возможен из-за существенно более глубокого залегания в нем по сравнению с Балтикой глубинного максимума нитратов и наличия достаточно протяженного слоя высоких градиентов плотности в слое между S_m и N_m (рис. 4.8). Наиболее вероятно, что в Черном море энергия ветрового перемешивания рассеивается уже в сезонном пикноклине (термоклине) (Møller, 1996).

Однако имеется ряд свидетельств, что изменения в гидрометеорологических условиях, вызвавших изменения физических характеристик глубоководной части Черного моря во второй фазе эвтрофикации, в значительной степени способствовали усилению в тот период адвективных течений и турбулентного перемешивания в слое основного пикноклина (Полонский, Шокурова, 2009). Это усиление, в свою очередь, в дополнение к отмеченным выше значительным изменениям вертикального профиля нитратов, которые произошли в первой фазе эвтрофикации, способствовало увеличению поступления нитратов из верхней половины их пика в эвфотический слой не только в зимние, но и в теплые месяцы года.

Так, значительный положительный тренд среднегодовой кинетической энергии течений (КЭ) в слое 50–150 м (рис. 4.10) – приблизительно 5-кратное увеличение КЭ в 1986–1995 гг. по сравнению с предыдущими периодами – свидетельствовал о существенном повышении интенсивности циркуляции черноморских вод в течение года в этом слое, именно во второй фазе эвтрофикации. Увеличение циркуляции ОЧТ, в свою очередь, способствовало интенсификации подъема вод в циклонических образованиях, особенно в летний период (Vinogradov et al., 1999a). Учитывая высокие значения N_m и существенный подъем глубин их залегания во второй фазе эвтрофикации, а также усиление адвективных течений и турбулентного перемешивания в слое основного пикноклина, вертикальный поток нитратов в теплое время года в этот период также должен быть существенным, что определило значительный положительный тренд Хл a в теплое время года (как в его глубинном максимуме, так и в поверхностном слое) после середины 1980-х гг. (рис. 4.1, А, Б).

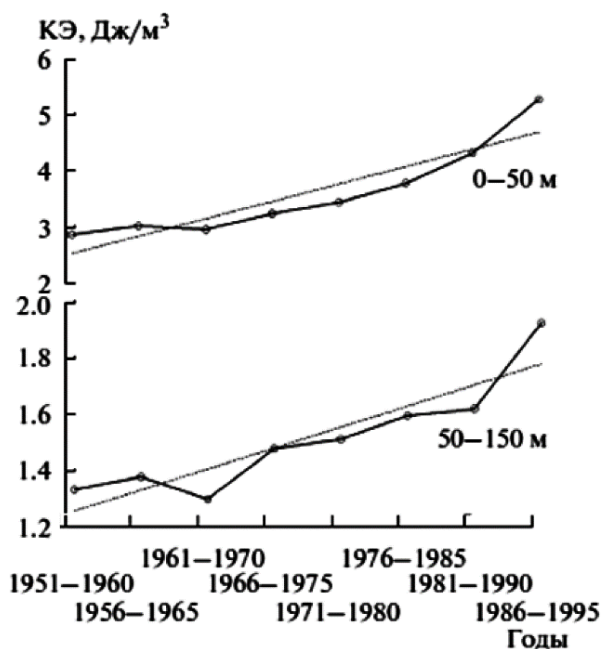


Рис. 4.10. Многолетние изменения среднегодовой кинетической энергии течений в глубоководной части Черного моря: средней по слоям моря 0–50 и 50–150 м (Полонский, Шокурова, 2009)

Fig. 4.10. Long-term variability of the average annual kinetic energy of currents in the open Black Sea: the average over the sea layers 0–50 and 50–150 m (Полонский, Шокурова, 2009)

Кроме того, период второй половины 1980-х – начала 1990-х гг. характеризовался очень низкими зимними температурами воздуха и воды в 1985, 1987 и 1993 гг., которые способствовали интенсификации конвективного перемешивания поверхностных вод (Belokopitov, 1998), а следовательно, с учетом высоких значений N_m и их большой близости к эвфотическому слою во второй фазе эвтрофикации, существенному увеличению вертикального потока нитратов из глубинных слоев уже в холодное время года. Следует отметить также, что это увеличение поступления нитратов в эвфотическую зону приводило не только к интенсификации зимне-ранневесенних цветений фитопланктона и, следовательно, зимней концентрации Хл a во второй фазе эвтрофикации (рис. 4.8), но и к увеличению количества регенерированных биогенных элементов, получаемых при бактериальной деструкции органического вещества отмерших водорослей в зоне фото-синтеза. Это, в свою очередь, наиболее вероятно, привело также к увеличению регенерированной первичной продукции в теплое время года в этот период.

Следующим фактором, ответственным за значительное увеличение в глубоководной части моря концентрации Хл *a* в теплое время года во второй фазе эвтрофикации (рис. 4.1, А, Б), был рост поступления биогенных элементов в глубоководную часть моря из шельфа также вследствие повышения активности циркуляции ОЧТ и очень низких зимних температур в Черном море в этот период. Известно, что ОЧТ, а также образование ХПС на северо-западном шельфе и его распространение по морю ответственны за обмен вод и взвешенного вещества между шельфом и глубоководной частью моря (Sur et al., 1994, 1996). Для второй половины 1980-х – начала 1990-х гг. было показано (Carpet et al., 2013), что интенсификация циркуляции ОЧТ и значительное обновление вод ХПС на северо-западном шельфе в зимние месяцы способствовали более активному экспорту «продуктов эвтрофикации» с шельфа в глубоководную часть моря.

Согласно (Carpet et al., 2013), эти «продукты» предварительно накапливались в придонном слое и донных осадках северо-западного шельфа, когда циркуляция ОЧТ была достаточно слабой, а поступление биогенных веществ с речным стоком было интенсивным. Авторы (Carpet et al., 2013) точно не идентифицировали, что они имели в виду под «продуктами эвтрофикации». Вместе с тем, согласно механизмам эвтрофикации черноморского шельфа, рассмотренными нами в предыдущей главе, можно полагать, что этими «продуктами эвтрофикации» на шельфе являются поступающие в придонный слой регенерированные биогенные вещества, накопление которых происходит в донных отложениях в процессе минерализации органического вещества, которое, в свою очередь, накапливается в донных отложениях во время эвтрофикации.

Кроме значительного увеличения Хл *a* в теплое время года, вторая фаза эвтрофикации глубоководной части моря характеризовалась также почти трехкратным ускорением (по сравнению с первой фазой) межгодового уменьшения видимости диска Секки: с 0,42 до 1,16 м·год⁻¹ (рис. 4.3). В результате, в начале 1990-х гг. $Z_{\text{ДС}}$ опустилось в этой части Черного моря до экстремально низких величин (~6 м) по сравнению с тем, что наблюдалось в начале эвтрофикации (~22 м). Следует отметить, что за такие значительные изменения скорости уменьшения $Z_{\text{ДС}}$ во второй фазе эвтрофикации и достижение ее экстремально низких значений на пике эвтрофикации в глубоководной части моря были ответственны, как минимум, три фактора.

В конце 1980-х – начале 1990-х гг. оба основных эвтрофикационных эффекта получили максимальное развитие: летняя концентрация Хл *a* (биомасса фитопланктона) увеличилась по сравнению с первой фазой

эвтрофикации в 3–3,5 раза (рис. 4.1, А, Б), а численность мелкоразмерных водорослей в общей численности фитопланктона возросла приблизительно в 2–3 раза (Георгиева, 1993; Маньковский и др., 1996; Yilmaz et al., 1998). Третьим фактором, ответственным за значительное уменьшение $Z_{дс}$ на пике эвтрофикации, являются продукты метаболизма мнемииопсиса (Маньковский и др., 1996), огромная вспышка численности которого произошла в 1989–1992 гг.

Таким образом, анализ долговременных изменений прямых и не прямых индикаторов эвтрофикации и их связи с изменением физических и гидрометеорологических характеристик выявил в глубоководной части Черного моря две фазы явления, различающиеся сезонами, ответственными за рост поступления автохтонного органического вещества в экосистему. В первой фазе эвтрофикации (1970-е – первая половина 1980-х гг.) повышение концентрации Хл *a* (биомассы фитопланктона) в этой части моря происходило не в теплое время года, как это обычно наблюдается в большинстве морских экосистем (Cloern, 2001; Richardson, Heilmann, 1995; Richardson, Jørgensen, 1996), а в результате увеличения частоты, интенсивности и пространственной протяженности зимне-ранневесенних цветений диатомового комплекса.

Определяющим фактором такого развития эвтрофикации в глубоководной части Черного моря в 1970-х – первой половины 1980-х гг. являются особенности ее химических и физических характеристик в этой части моря: глубокое расположение максимума концентрации нитратов и наличие протяженного слоя градиентов плотности между глубинными летним максимумом концентрации Хл *a* и максимумом концентрации нитратов, что было эффективным препятствием для попадания «новых» нитратов в эвфотический слой в летние месяцы. Нитраты из верхней половины их глубинного пика могли поступать в эвфотический слой только во время зимнего конвективного перемешивания.

Существенные изменения физических характеристик (подъем основного пикноклина, усиление циркуляции ОЧТ и низкие зимние температуры) во второй половине 1980-х – начале 1990-х гг. способствовали подъему локализации глубинного максимума нитратов и возможности попадания «новых» нитратов в эвфотический слой во второй фазе эвтрофикации не только в холодное, но и в теплое время года. В результате, в конце 1980-х – начале 1990-х гг. эвтрофикация в глубоководной части моря достигла своих пиковых значений.

4.5. Пост-эвтрофикационный период

Подобно изменениям летней концентрации кислорода на шельфе в пост-эвтрофикационном периоде (рис. 3.4 и 3.5), в глубоководной части Черного моря после 1991/1992 гг. произошли в течение короткого временного интервала (2–3 лет) практически синхронные изменения всех исследованных индикаторов эвтрофикации: уменьшение летней концентрации Хл *a* приблизительно в 2 и 2,5 раза соответственно в поверхностном слое и глубинном максимуме (рис. 4.1, А, Б), уменьшение среднегодовой концентрации нитратов в их глубинном максимуме приблизительно в 1,7 раза (рис. 4.2, А) и увеличение видимости диска Секки в теплое время года приблизительно в 2 раза (рис. 4.3). После этих резких изменений индикаторов эвтрофикации в глубоководной части моря наблюдалась, так же как после изменений концентрации кислорода на шельфе, их стабилизация до конца исследованного периода, т.е. в течение более 10 лет. Следовательно, в глубоководной части моря отсутствие сколько-нибудь продолжительного отрицательного тренда концентрации Хл *a* после ее резкого уменьшения в начале 1990-х гг. также не дает основания для вывода об олиготрофикации этой части Черного моря в пост-эвтрофикационном периоде.

В то же время характер изменения индикаторов эвтрофикации и на шельфе, и в глубоководной части моря в этом периоде (синхронные, достаточно резкие изменения и дальнейшая стабилизация) свидетельствует скорее не об олиготрофикации, а о системных сдвигах (*regime shifts*) в черноморской экосистеме и о ее переходе в некоторое квазистабильное состояние. Следует отметить, что явление, получившее название «системные сдвиги» и определенное как «относительно быстрые изменения между контрастными, стабильными состояниями экосистемы» (deYoung et al., 2008), было отмечено во многих морских и океанических пелагических экосистемах Северного полушария, включая Черное море (Beaugrand et al., 2015).

Показано, что сдвиги могут быть вызваны неблагоприятными для экосистем природными воздействиями (Hare, Mantua, 2000), человеческой активностью (Bellwood et al., 2004) или, как это происходит в большинстве случаев, некоторой комбинацией обоих факторов (deYoung et al., 2008). Как правило, временной интервал изменения экосистемы, находящейся под воздействием неблагоприятных природных и/или антропогенных факторов, может быть достаточно продолжительным (до нескольких десятилетий), но системные сдвиги происходят в течение короткого промежутка времени (нескольких лет) (deYoung et al., 2008). Из приведенного выше следует, что неблагопри-

ятные факторы разрушают устойчивость экосистемы в течение десятилетий и она становится более чувствительной к внешним воздействиям (Scheffer et al., 2001). Под устойчивостью в данном случае понимается способность экосистемы восстанавливаться после нарушений ее функционирования (Folke et al., 2002), и если экосистема лишается такой способности, то любое достаточно сильное внешнее воздействие может привести к системным сдвигам в ней.

В Черном море характеристики системных сдвигов исследовались в целом ряде работ: Daskalov et al., 2007; Oguz, Gilbert, 2007; Oguz, Velikova, 2010; Oguz et al., 2003, 2008a; Oguz, 2007; Velikova, Mihneva, 2005. В этих исследованиях авторы для объяснения своего видения системных сдвигов в черноморской пелагиали использовали анализ многолетних изменений различных абиотических и биотических факторов, и среди последних в основном анализировались изменения всех доступных для анализа компонентов пищевой сети. В нашем исследовании механизмов эвтрофикации на шельфе и в глубоководной части моря были взяты фактически только характеристики фитопланктона, представляющего первый трофический уровень.

Поэтому, согласно этим данным (рис. 3.4, 3.5 и 4.1, А, Б), мы можем на данном этапе исследования только констатировать, что в начале 1990-х гг. в черноморской экосистеме в пелагиали произошли системные сдвиги – после достижения эвтрофикации своих пиковых значений и что новое состояние черноморской экосистемы в пост-эвтрофикационном периоде характеризуется меньшей, по сравнению с предыдущим периодом интенсивной эвтрофикации, но существенно большей, чем в доэвтрофикационном периоде, скоростью поступления органического вещества в экосистему. Более подробно системные сдвиги и состояние черноморской экосистемы в пост-эвтрофикационном периоде будут обсуждаться в последней главе нашего исследования – при рассмотрении вопросов, посвященных изменениям структуры различных трофических уровней пищевой сети черноморской пелагиали в ответ на увеличение и уменьшение поступления в море биогенных веществ.

Chapter 4 describes the analysis of long-term changes of eutrophication indicators in the open Black Sea and proposes possible mechanisms of the process in this part of the sea, indicating the role of its physical and hydrochemical structures in the mechanisms, as well as their changes in the second half of the 20th century as a result of anthropogenic and climatic factors.

Глава 5

ИЗМЕНЕНИЕ ТРОФИЧЕСКОГО СТАТУСА ЧЕРНОГО МОРЯ: ОЦЕНКА ГОДОВОЙ ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКЦИИ ДЛЯ РАЗЛИЧНЫХ РАЙОНОВ И МЕЖГОДОВЫХ ПЕРИОДОВ

5.1. История вопроса

Первые измерения первичной продукции с использованием современного ^{14}C метода на шельфе и в глубоководной части Черного моря были выполнены в августе и октябре 1960 г. Основываясь на данных для этих двух месяцев, Ю.И. Сорокин (Сорокин, 1962, 1964) рассчитал годовую продукцию фитопланктона для моря в целом: 109 и 112 г $\text{C} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{год}^{-1}$ соответственно в первой и второй публикации. Располагая данными по первичной продукции только для двух месяцев, для оценки ее годовой величины Ю.И. Сорокин был вынужден сделать некоторые предположения.

Так, предположив, что определения фотосинтеза были выполнены в период «осеннего максимума и летнего минимума развития фитопланктона», он принял средние величины первичной продукции за август и октябрь как на шельфе, так и в глубоководной части Черного моря близкими к среднегодовой суточной продукции и использовал их для расчета годовой продукции фитопланктона всего моря в целом. Однако более детальные исследования и в глубоководных районах моря (Stelmakh et al., 1998; Yunev et al., 2002), и на шельфе (Stelmakh et al., 1998) не подтвердили предположение Ю.И. Сорокина (Сорокин, 1962; 1964) о внутригодовой динамике первичной продукции в Черном море только с осенним максимумом в октябре и летним минимумом в августе.

Позднее Ю.И. Сорокин (Сорокин, 1982), после добавления двух дополнительных массивов данных по первичной продукции, полученных в сентябре 1964 г. (Финенко, 1967) и августе 1978 г. (Кондратьева, 1979), исправил свои первые показатели ГПП для всего Черного моря на 220 г $\text{C} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{год}^{-1}$, несмотря на тот факт, который был отмечен в его же работе (Сорокин, 1982), что новые данные по первичной продукции были похожими на данные, полученные им в 1960 г. Вероятнее всего,

это не должно было в принципе существенно изменить результат оценки ГПП для периода 1960-х–1970-х гг. по сравнению с 1960-м г.

Вместе с тем в данном случае в свои расчеты Ю.И. Сорокин ввел коэффициент 1,5 для всех данных по суточной первичной продукции, обосновывая это тем, что «съемки 1960 г. были выполнены в условиях, когда уровень развития фитопланктона был почти в 2–3 раза ниже среднего многолетнего» (Сорокин, 1982). При этом ссылка была сделана им на данные Т.М. Кондратьевой (Кондратьева, 1968), которая проводила сравнение биомасс фитопланктона (но не первичной продукции!) только для западной халистатики, и полученные только в сентябре 1960, июле и ноябре 1957 г. Очевидно, что данные одного месяца 1960 г. и двух месяцев 1957 г. вряд ли могли отражать как многолетние изменения, так и внутригодовую динамику и биомассы фитопланктона и первичной продукции. В результате введения в расчеты коэффициента 1,5 величина ГПП всего Черного моря для периода 1960–1970-х гг. оказалась в 2 раза выше, чем для 1960 г. (Сорокин, 1982).

В конечном итоге, проведя сравнение данных для всего бассейна, полученных в 1960-х гг., с данными для поздних 1970–1980-х гг., Ю.И. Сорокин в своей книге (Sorokin, 2002) пришел к выводу об отсутствии значительного увеличения первичной продукции всего Черного моря после эвтрофикации его северо-западного и западного шельфов по причине того, что, по его мнению, вклад этих районов черноморского шельфа в продукцию всего бассейна является недостаточно высоким, чтобы вызвать такой рост. Другими словами, Ю.И. Сорокин фактически сделал вывод об отсутствии увеличения первичной продукции в глубоководной части моря с 1960-х по 1980-е гг.

К похожему выводу пришли авторы (Финенко и др., 2009), получившие значения ГПП для 1998–2004 гг. с использованием региональной модели расчета первичной продукции Черного моря по данным спутникового сканера цвета SeaWiFS. Сравнивая свои оценки ГПП для всего Черного моря в среднем за 7-летний период ($218 \text{ г С} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{год}^{-1}$), выполненные впервые по спутниковым данным, с величинами ГПП, рассчитанными по суточной первичной продукции, полученной альгологическим методом для 1950-х гг. ($189 \text{ г С} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{год}^{-1}$; Дацко, 1959) и радиоуглеродным методом для 1960–1970-х гг. ($220 \text{ г С} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{год}^{-1}$; Сорокин, 1982), 3.3. Финенко и др. (2009) отмечают совпадение значений ГПП, полученных по спутниковым и натурным наблюдениям. При этом авторы не принимают во внимание то, что ГПП были рассчитаны по этим наблюдениям с разницей в 40–50 лет и что данные для 1950-х гг. были получены не радиоуглеродным методом.

Совершенно другой вывод об изменении ГПП в Черном море приблизительно за этот же период можно сделать, если сравнить результаты оценок, выполненных по измерениям первичной продукции в глубоководных районах моря в 1961 и 1962 гг. (Финенко, 1979) и в 1988 г. (Финенко, Крупаткина, 1993). По этим оценкам, увеличение годовой продукции фитопланктона во второй половине 1980-х гг. по сравнению с 1960-ми гг. составило приблизительно 3–4 раза: 120–170 и 40 г $C \cdot m^{-2} \cdot год^{-1}$ соответственно. Однако и в данном случае авторы обоих исследований из-за отсутствия данных также не могли корректно воспроизвести внутригодовую динамику первичной продукции и были вынуждены делать различного рода допущения или давать оценки «в первом приближении».

Так, 3.3. Финенко (Финенко, 1979), располагая данными по первичной продукции для западной халистатики только за теплые полгода (май–октябрь), рассчитал ее годовую величину (40 г $C \cdot m^{-2}$), сделав предположение об аналогии внутригодовой динамики первичной продукции в глубоководных районах моря и прибрежной зоне. Для последней были доступны данные всех месяцев, свидетельствовавшие прежде всего о минимальной первичной продукции в прибрежной зоне в зимне-ранневесенний период (Финенко, 1967). Однако первые же определения первичной продукции в глубоководной части моря в холодное время года (январь и март 1988 г.) (Финенко, Крупаткина, 1993) дали основание авторам утверждать, что «уровень первичной продукции в зимне-весенний период в 5–10 раз выше по сравнению с другими сезонами» и годовая первичная продукция в этой части моря «должна составить 120–170 г $C \cdot m^{-2}$ ». Следует отметить также, что эти значения ГПП, существенно отличаясь от данных Ю.И. Сорокина (Сорокин, 1982; Sorokin, 2002) и оценок по спутниковым данным (Финенко и др., 2009), были получены, по заявлению авторов, «в первом приближении» (Финенко, Крупаткина, 1993). Наиболее вероятно, что «приближение» было продиктовано тем, что оценка ГПП проводилась только по измерениям в январе и марте.

Таким образом, очевидно, что основной причиной значительного расхождения в оценках ГПП в Черном море является недостаток данных по суточной первичной продукции в течение года и привлечение ошибочных (или в первом приближении) допущений для того, чтобы корректно воспроизвести ее внутригодовую динамику для различных межгодовых периодов. Кроме вышеназванных оценок ГПП существует также ряд ее оценок, представляющих собой среднесезонные величины ГПП, рассчитанные по данным для продолжительного периода (1960 – ранние/середина 1990-х гг.) (Ведерников, Демидов, 1993, 1997;

Демидов, 2008; Stelmakh et al., 1998; Sorokin, 2002). В результате такого осреднения значения ГПП в большей степени смещаются к величине для периода с большим количеством определений первичной продукции, а именно середины 1980-х – начала 1990-х гг. (Yunev et al., 2002).

Поэтому для воспроизведения внутригодовой динамики первичной продукции и расчета ее годовых значений для трех периодов (начального, интенсивной эвтрофикации и пост-эвтрофикационного) дополнительно к данным по первичной продукции нами были привлечены более многочисленные данные по внутригодовой динамике Хл *a* в поверхностном слое, статистической связи Хл *a* и первичной продукции, многолетним и внутригодовым изменениям нитратов в поверхностном слое. В исследованиях на Черном и Балтийском морях было показано, что изменения обеих (взятых нами дополнительно) характеристик достаточно тесно коррелируют как с изменением суточной первичной продукции, так и с антропогенной эвтрофикацией (Elmgren, 1989; Kononov, Murray, 2001; Yunev et al., 2002).

5.2. Восстановление внутригодовой динамики первичной продукции и оценка ее годовых значений для глубоководной части моря

5.2.1. Начальный период и период интенсивной эвтрофикации

Из всех районов Черного моря (рис. 2.1) только для глубоководной части (Район 1) и только для периода интенсивной эвтрофикации (вторая половина 1980-х – начало 1990-х гг.) внутригодовая динамика первичной продукции могла быть воспроизведена корректно по данным ее прямых измерений (рис. 5.1). Статистическая оценка различий между средними величинами с использованием Стьюдент *t*-теста при уровне значимости $p = 0,05$ показала наличие во внутригодовой динамике первичной продукции двух максимумов: зимне-ранневесеннего (февраль–март) и летнего (июнь–август) со средней величиной первичной продукции 500 ± 100 мг $C \cdot m^{-2} \cdot \text{день}^{-1}$, которая была приблизительно в два раза выше, чем в другие сезоны.

Сопоставление внутригодовых динамик двух характеристик фитопланктона (концентрации Хл *a* и первичной продукции) свидетельствует, что, в отличие от Хл *a* (Yunev et al., 2002), внутригодовая динамика первичной продукции в глубоководной части Черного моря характеризовалась высокими значениями не только во время зимне-ранневесеннего цветения фитопланктона, но и в летние месяцы, когда концентрация Хл *a* была низкой. Наиболее вероятно, что эта сезонная

особенность рассматриваемых характеристик фитопланктона объясняется более высокой солнечной радиацией в Черном море летом, позволяющей клеткам водорослей поддерживать высокую фотосинтетическую активность при низких концентрациях Хл *a*, иными словами, более высокими летними ассимиляционными числами (Ведерников, 1976; Ведерников и др., 1967). Величина ГПП в глубоководной части Черного моря для периода интенсивной эвтрофикации, рассчитанная интегрированием месячных продукций фитопланктона (рис. 5.1), составила $135 \pm 30 \text{ г С} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{год}^{-1}$.

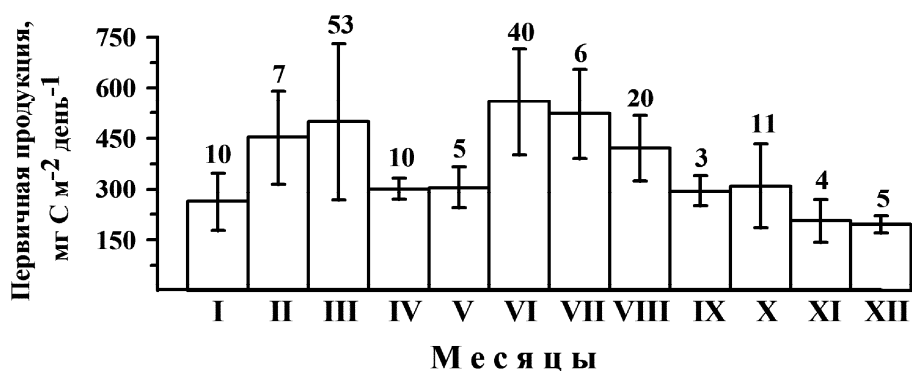


Рис. 5.1. Внутригодовая динамика первичной продукции в глубоководной части Черного моря в период интенсивной эвтрофикации (Yunev, 2011). Столбики – среднемесячные значения первичной продукции ± 1 СО для всего периода. На рисунке приведено также количество измерений, использованных для расчета среднемесячных величин

Fig. 5.1. Annual dynamics of primary production in the open Black Sea during the period of intense eutrophication (Yunev, 2011). Columns – monthly means of primary production ± 1 standard deviation for the whole period. The number of measurements used to calculate the monthly means is also shown

В начальный период (1960-е – 1970-е гг.) измерения обеих характеристик фитопланктона в глубоководной части Черного моря проводились только в коротком месячном интервале август–октябрь (Сорокин, 1982; Yunev et al., 2002), поэтому эти данные не могли быть использованы для настоящего исследования. Чтобы получить ГПП для глубоководной части моря в этот период, мы воспользовались данными о приросте первичной продукции за счет увеличенного поступления в море неорганического азота.

Годовая величина этого прироста была оценена С.К. Коноваловым и Дж. Мюрреем (Konovalov, Murray, 2001), которые руководствовались следующими предпосылками: 1) поступление неорганического азота с

речным стоком в Черное море увеличилось на 8×10^{10} молей·год⁻¹; 2) C:N отношение для открытых вод Черного моря равно 106:16; 3) первичная продукция в этой части моря лимитируется азотом; 4) 40% взвешенного органического вещества производится в центральной области моря; 5) экспортный поток азота в бескислородную зону составляет от 10 до 15% первичной продукции, питаемой азотом. Используя вышеприведенные данные, авторы рассчитали, что возможное увеличение годовой первичной продукции всей глубоководной части моря (глубины >200 м), площадь которой составляет $\sim 3 \times 10^{11}$ м², в результате эвтрофикации к концу 1980-х – началу 1990-х гг. должно составить $(15-21) \times 10^{11}$ молей С·год⁻¹ (Kononov, Muraу, 2001), или, по нашим расчетам на единицу площади, в среднем 72 г С·м⁻²·год⁻¹. Далее, вычитанием этого вероятного прироста ГПП из величины годовой продукции для периода интенсивной эвтрофикации (135 г С·м⁻²·год⁻¹) была получена величина ГПП глубоководной части Черного моря для начального периода, которая составила 63 г С·м⁻²·год⁻¹.

5.2.2. Пост-эвтрофикационный период

После 1993 г. данные по первичной продукции в глубоководной части Черного моря были доступными только для апреля и сентября, в отличие от Хл *a* в поверхностном слое, который был доступен для всех месяцев (Black Sea Data Base, 2003). Последнее обстоятельство позволило рассчитать ГПП для этой части моря для пост-эвтрофикационного периода по данным о внутригодовой динамике Хл *a* и его корреляционной связи с первичной продукцией. Внутригодовая динамика Хл *a* в глубоководной части моря в пост-эвтрофикационном периоде (рис. 5.2) не отличалась от предыдущих периодов (Yunev et al., 2002): основной пик концентраций наблюдался во время зимне-ранневесеннего цветения фитопланктона в феврале–марте ($0,88 \pm 0,35$ мг·м⁻³), меньший пик – в ноябре ($0,69 \pm 0,19$ мг·м⁻³), теплое время года также характеризовалось наиболее низкими концентрациями пигмента ($0,22 \pm 0,09$ мг·м⁻³).

Статистическая связь Хл *a* с первичной продукцией в глубоководной части моря характеризовалась тесной корреляцией ($r = 0,74$ и $0,79$) и достоверным отличием линии регрессии для летних данных от линии для данных других сезонов (рис. 5.3). При этом наклоны двух регрессий различались незначительно, тогда как пересечение регрессий с осью *y* для летних месяцев (июнь–август) было существенно выше, чем для других сезонов (сентябрь–май), показывая в большинстве случаев более высокую первичную продукцию на единицу Хл *a*.

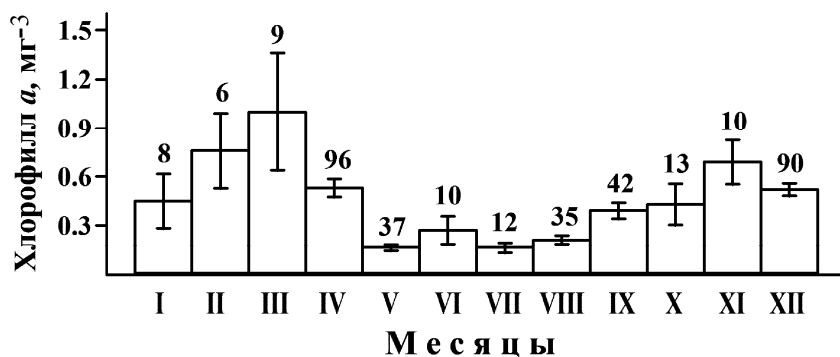


Рис. 5.2. Внутригодовая динамика Хл *a* в глубоководной части Черного моря в пост-эвтрофикационном периоде (1993–2007 гг.) (Yunev, 2011). Столбики – среднемесячные концентрации Хл *a* ± 1 СО для всего периода. На рисунке приведено количество измерений, использованных для расчета среднемесячных величин

Fig. 5.2. Annual dynamics of chlorophyll *a* in the open Black Sea during the post-eutrophication period (1993–2007) (Yunev, 2011). Columns – monthly means of Chl *a* concentration ± 1 standard deviation for the whole period. The number of measurements used to calculate the monthly means is also shown

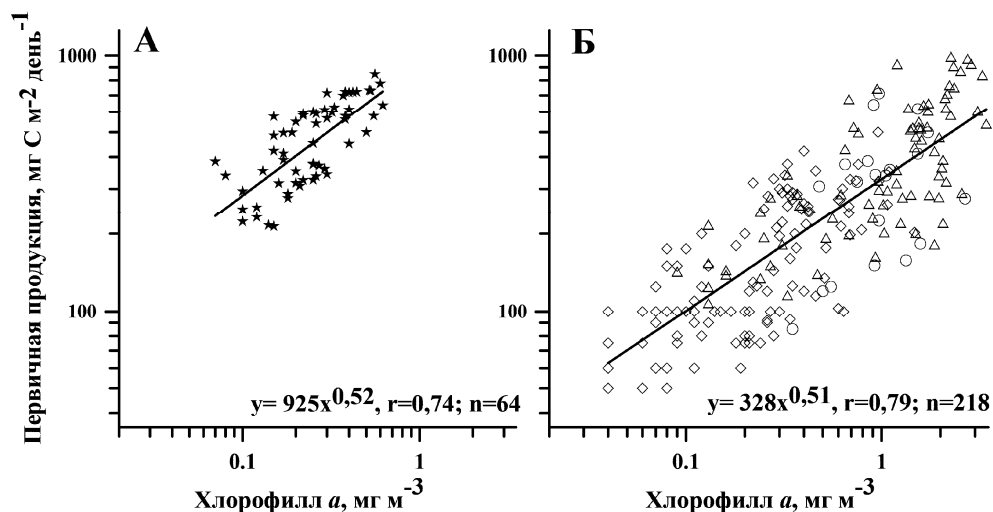


Рис. 5.3. Взаимосвязь между первичной продукцией и Хл *a* для глубоководной части Черного моря (1964–2007 гг.): А) летом (★), Б) осенью (◇), зимой (○) и весной (△). Уровень значимости $p < 0,001$ для обеих регрессий

Fig. 5.3. Relationships between primary production and Chl *a* for the open Black Sea (1964 – 2007): А) in summer (★) and Б) autumn (◇), winter (○) and spring (△). The significance level $P < 0.001$ for both regressions

Для измеренной и расчетной первичной продукции в глубоководной части моря наблюдалось хорошее соответствие, подтверждающее возможность ее восстановления по Хл *a* (рис. 5.4). Вместе с тем следует отметить, что рассчитанные величины не полностью воспроизводят наиболее низкие и высокие измерения первичной продукции, поскольку регрессии описывают средние взаимоотношения и отклонения от этих измерений относятся к случайным колебаниям. Следовательно, расчетные величины наиболее подходят для описания среднемесячной первичной продукции и менее – для описания ее отдельных измерений.

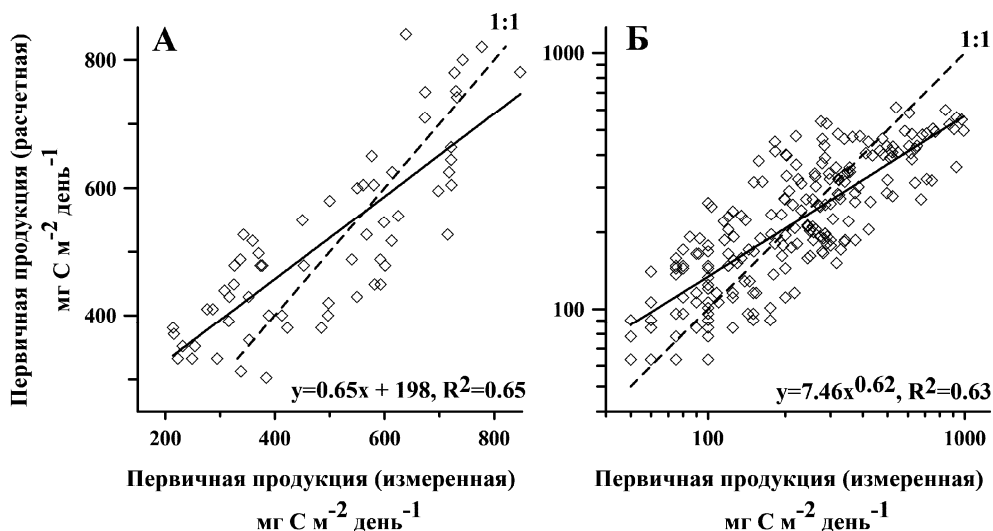


Рис. 5.4. Сравнение измеренных и рассчитанных величин первичной продукции для лета (А) и осени, зимы и весны (Б) в глубоководной части Черного моря. Уровень значимости $p < 0,001$ для обеих регрессий

Fig. 5.4. Comparison between predicted and measured primary production values for summer (A) and autumn, winter and spring (B) in the open Black Sea. The significance level $p < 0.001$ for both regressions

Во внутригодовой динамике первичной продукции в этот период (рис. 5.5), восстановленной в основном по расчетным данным, наблюдаются как экстремумы сезонной динамики пигмента (зимне-ранневесенний и осенний пики), так и высокие значения первичной продукции в летние месяцы. Годовая первичная продукция глубоководной части Черного моря с 1993 по 2007 г. по расчетным данным составила приблизительно $105 \text{ г C} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{год}^{-1}$.

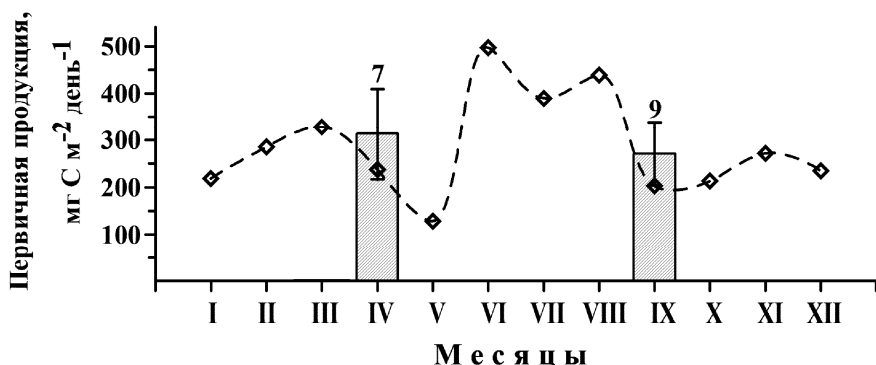


Рис. 5.5. Внутригодовая динамика первичной продукции (расчетные данные) в глубоководной части Черного моря в пост-эвтрофикационный период (символы и пунктирная линия). Столбики – среднемесячные величины измеренной первичной продукции ± 1 СО для всего периода. На рисунке приведено количество измерений, использованных для расчета среднемесячных величин измеренной первичной продукции

Fig. 5.5. Annual dynamics of primary production (predicted values) in the open Black Sea during the post-eutrophication period (symbols and dotted line). Columns – monthly means of measured primary production ± 1 standard deviation for the whole period. The number of measurements used to calculate the measured monthly means is also shown

5.3. Восстановление внутригодовой динамики первичной продукции и оценка ее годовых значений для различных районов шельфа

5.3.1. Период интенсивной эвтрофикации

Пропуски в определениях первичной продукции на шельфе в период интенсивной эвтрофикации могут быть заполнены ее расчетными значениями, полученными с использованием $Xл\ a$ в поверхностном слое (данными о внутригодовой динамике и статистической связи с первичной продукцией), подобно пост-эвтрофикационному периоду в глубоководной части моря. Следует отметить, что внутригодовая динамика $Xл\ a$ в период интенсивной эвтрофикации существенно различалась в различных районах шельфа (рис. 5.6).

В Районе 2 концентрация $Xл\ a$ в январе и марте была приблизительно такой же, как с августа по ноябрь ($\sim 1,5\text{ мг}\cdot\text{м}^{-3}$) (данные за декабрь отсутствуют). В трех районах шельфа против Румынского и Болгарского побережий (Районы 3, 4 и 6) было отчетливо видно влияние р. Дунай. Максимальные концентрации $Xл\ a$ в этих районах наблюдались

в мае ($10,7 \pm 4,8$, $4,4 \pm 2,2$ и $3,4 \pm 1,5$ $\text{мг} \cdot \text{м}^{-3}$ соответственно для трех районов), в соответствии с месяцами максимального стока Дуная (апрель/май; Humborg, 1997). Среднемесячные концентрации Хл *a* в большинстве случаев были больше в районах, находящихся под влиянием вод Дуная, чем в Районе 2, на который основное влияние оказывают воды Днестра, Днепра и Южного Буга, с существенно меньшим суммарным стоком (Северо-западная часть..., 2006). Сезонная динамика Хл *a* в Районах 5 и 7 характеризовалась основным пиком во время зимне-ранневесеннего цветения фитопланктона, меньшим пиком осенью и низкими концентрациями Хл *a* летом, подобно тому, что наблюдается в глубоководной части Черного моря (рис. 4.2; Yunev et al., 2002).

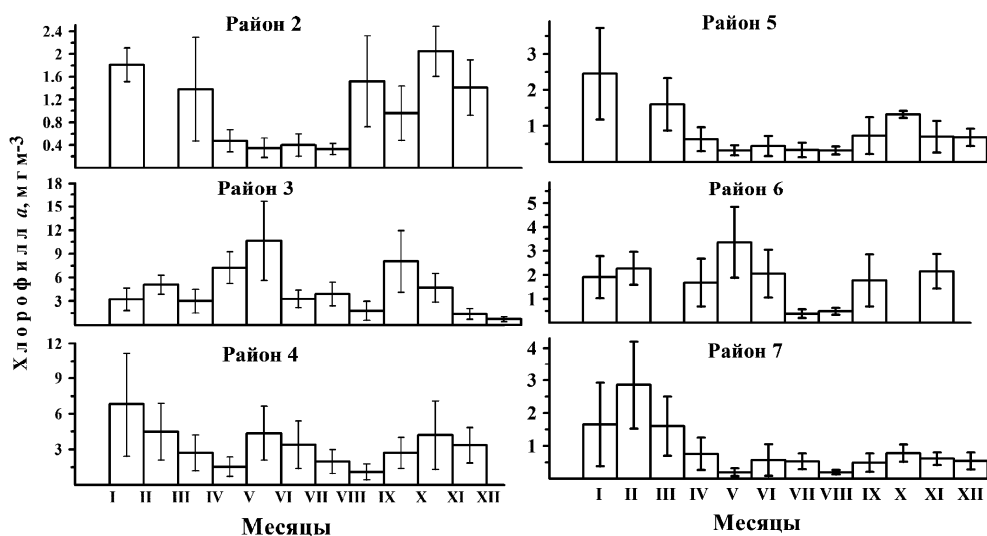


Рис. 5.6. Внутригодовая динамика Хл *a* в различных районах черноморского шельфа в период интенсивной эвтрофикации (1985–1992 гг.) (Yunev et al., 2017b). Столбики – среднемесячные концентрации Хл *a* ± 1 СО для всего периода

Fig. 5.6. Annual dynamics of chlorophyll *a* in different Black Sea shelf regions during the period of intense eutrophication (1985–1992) (Yunev et al., 2017b). Columns = monthly means of Chl *a* ± 1 standard deviation for the whole period

В свою очередь, статистическая связь Хл *a* с первичной продукцией на черноморском шельфе характеризовалась, так же как в глубоководной части моря, тесной корреляцией ($r = 0,81$ и $0,77$) и достоверным отличием линии регрессии для летних данных от линии для данных других сезонов (рис. 5.7). При этом подобно глубоководной части моря, наклоны двух регрессий различались незначительно, тогда как пересечение регрессий с осью *y* для летних месяцев (июнь–август) было

существенно выше, чем для других сезонов (сентябрь–май), показывая, что в теплое время года и на шельфе относительно небольшие для него концентрации Хл *a* соответствовали высокой первичной продукции. Для измеренной и расчетной первичных продукций на шельфе также наблюдалось хорошее соответствие (рис. 5.8), подтверждающее возможность ее восстановления по Хл *a*.

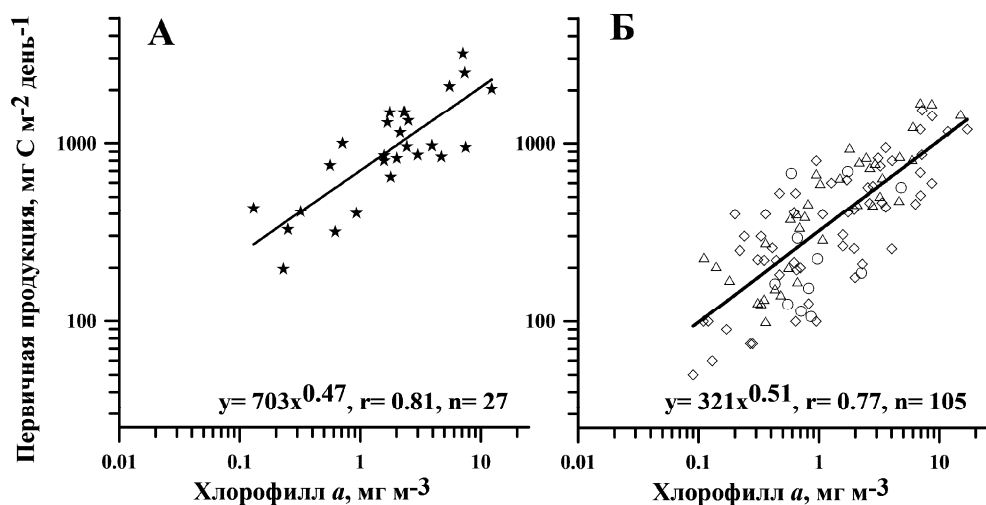


Рис. 5.7. Взаимосвязь между первичной продукцией и концентрацией Хл *a* для всего черноморского шельфа (1980–1995 гг.): А – летом (★), Б – осенью (◇), зимой (○) и весной (△) (Yunev et al., 2017b). Уровень значимости $p < 0,001$ для обеих регрессий

Fig. 5.7. Relationships between primary production and Chl *a* over the entire Black Sea shelf (1980–1995): А – in summer (★) and Б – autumn (◇), winter (○) and spring (△). The significance level $p < 0,001$ for both regressions

Несмотря на наличие очевидных различий между измеренными и расчетными величинами среднемесячной первичной продукции для большинства месяцев (рис. 5.9) эффект от этих различий становится значительно меньше, если проводить интегрирование месячных значений. Например, интегрирование в Районе 5 для 10 месяцев, в которых были измерения первичной продукции, приводит к интегральным величинам 116 и 120 г С·м⁻², полученным соответственно с использованием измеренных и расчетных продукций. ГПП на черноморском шельфе в период интенсивной эвтрофикации (ГПП_{max}) изменялись от 138 г С·м⁻²·год⁻¹ в Районе 5 до 318 г С·м⁻²·год⁻¹ в Районе 3 (табл. 5.1), когда расчетные среднемесячные величины использовались, чтобы заполнить пропуски в измерениях первичной продукции на рис. 5.9.

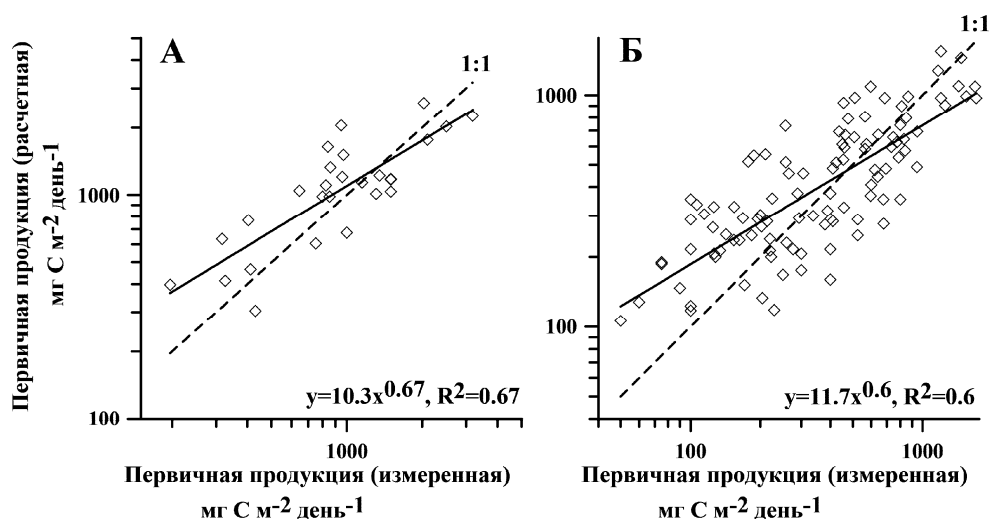


Рис. 5.8. Сравнение измеренных и рассчитанных величин первичной продукции для лета (А) и осени, зимы и весны (Б) на шельфе Черного моря (Yunev et al., 2017b). Уровень значимости $p < 0,001$ для обеих регрессий

Fig. 5.8. Comparison between predicted and measured primary production values for summer (A) and autumn, winter and spring (Б) on the Black Sea shelf. The significance level $p < 0,001$ for both regressions

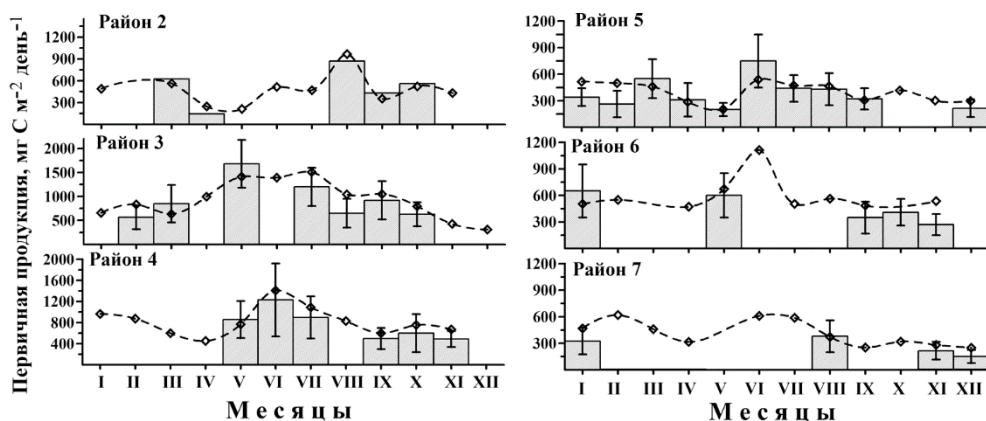


Рис. 5.9. Среднемесячные величины измеренной (столбики) и расчетной (символы и прерывистая линия) первичной продукции в различных районах черноморского шельфа в период интенсивной эвтрофикации (1985–1992 гг.) (Yunev et al., 2017b). Каждый столбик – среднемесячная величина ± 1 СО

Fig. 5.9. Monthly means of measured (bars) and predicted (symbols and broken line) primary production in the Black Sea shelf regions during the period of intense eutrophication (1985–1992). Columns – monthly means of primary production ± 1 standard deviation for the whole period

Таблица 5.1. Годовая первичная продукция (ГПП_{max}) в различных районах черноморского шельфа в период интенсивной эвтрофикации (1985–1992 гг.)

Районы шельфа	2	3	4	5	6	7
ГПП _{max} , г С·м ⁻² ·год ⁻¹	164	318	266	138	190	148

5.3.2. Начальный период

Поскольку в начальный период только для Района 3 были доступны данные по Хл *a* в течение года, для получения ГПП в этом районе использованы, как и для периода максимальной эвтрофикации, данные по внутригодовой динамике Хл *a* для района (рис. 5.10, А) и уравнения его статистической связи с первичной продукцией на шельфе (рис. 5.7), по которым воспроизводилась внутригодовая динамика первичной продукции (рис. 5.10, Б). ГПП в Районе 3 для начального периода была рассчитана суммированием всех интегральных месячных величин расчетной первичной продукции и составила 127 г С·м⁻²·год⁻¹, тогда как величины первичной продукции, интегрированные для четырех сезонов, изменялись в этот период от 24 до 48 г С·м⁻² (табл. 5.2).

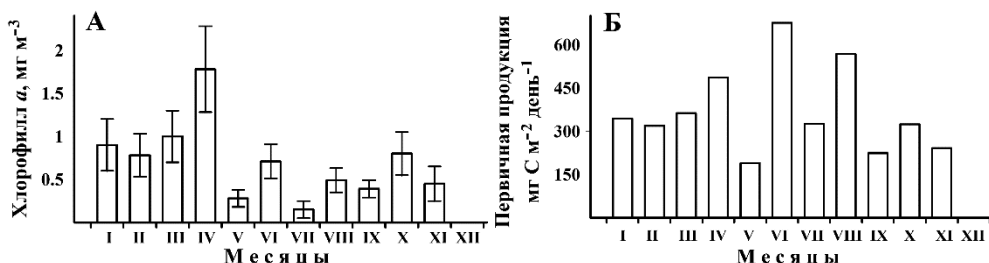


Рис. 5.10. Продукционные характеристики в Районе 3 в начальный период: А – среднемесячный хлорофилл *a* (средняя концентрация ± 1 СО) в поверхностном слое согласно *in situ* данным (Bologa, 1977; Skolka, 1968) и Б – расчетная среднемесячная первичная продукция с использованием регрессионных уравнений на рис. 5.7 (Yunev et al., 2017b)

Fig. 5.10. Production characteristics in Region 3 in the initial period: А – monthly mean of Chl *a* (mean concentration ± 1 standard deviation) in the surface layer according to *in situ* data (Bologa, 1977; Skolka, 1968) and Б – predicted monthly mean of primary production using the relationships in Fig. 5.7 (Yunev et al., 2017b)

Таблица 5.2. Интегральная сезонная и годовая первичная продукция ($\text{г С} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сезон}^{-1}$ или год^{-1}) в Районе 3 в начальный период (ПП_0) и период интенсивной эвтрофикации (ПП_{max})

Сезон	ПП_0	ПП_{max}	УПП	R
Весна	30	115	3,83	–
Лето	48	98	2,04	0,53
Осень	24	60	2,50	0,65
Зима	25	45	1,80	0,47
Год	127	318	2,50	–

Примечание. В таблице приведены также значения для Района 3: увеличения первичной продукции в разные сезоны (УПП) и отношения увеличений летней, осенней и зимней первичных продукций к увеличению весенней продукции фитопланктона (R).

Из табл. 5.2 следует, что ГПП в Районе 3 увеличилась в 2,5 раза с начального периода до периода интенсивной эвтрофикации. Увеличение первичной продукции было наибольшим весной и наименьшим зимой, на что указывают также значения R. Увеличение первичной продукции весной ($\text{УПП}_\text{в}$), равное 3,83, было сопоставимо с наблюдаемым долгосрочным увеличением зимних концентраций нитратов в Районе 3 (4,08) (рис. 3.2, Б), указывая на возможность использования изменений в зимних концентрациях нитратов для получения величины $\text{УПП}_\text{в}$, которая является ключевой в расчетах Р. Элмгрена (Elmgren, 1989).

Чтобы рассчитать ГПП для начального периода для Районов 2 и 4, мы предположили, что для этих внутренних (глубины <50 м) районов шельфа в западной половине Черного моря, подобно Району 3, характерными также являются прямая пропорциональность между $\text{УПП}_\text{в}$ и увеличением зимних концентраций нитратов, значения R – отношения увеличений летней ($\text{УПП}_\text{л}$), осенней ($\text{УПП}_\text{о}$) и зимней ($\text{УПП}_\text{з}$) первичных продукций к $\text{УПП}_\text{в}$. Затем, взяв значения $\text{УПП}_\text{в}$ для Районов 2 и 4 согласно опубликованным данным по долгосрочному увеличению зимних концентраций нитратов в этих районах: 4,12 для Района 2 (Северо-западная часть..., 2006) и 3,60 для Района 4 (Rozhdestvenskiy, 1990) и умножив их на R (табл. 5.2), мы получили УПП для лета, осени и зимы, которые колебались от 1,94 до 2,68 в Районе 2 и от 1,69 до 2,34 в Районе 4 (табл. 5.3).

В свою очередь, интегральные величины первичной продукции для четырех сезонов для периода интенсивной эвтрофикации (ПП_{max}) в Районах 2 и 4 в табл. 5.3 рассчитывались по внутригодовым динамикам первичной продукции в районах, представленным на рис. 5.4. Далее, делением ПП_{max} на УПП были получены для двух районов величины ПП_0 для всех сезонов, по которым интегрированием были рассчитаны ГПП

для начального периода: 67 и 125 г С·м⁻²·год⁻¹ соответственно для Районов 2 и 4.

Таблица 5.3. Интегрированные сезонная и годовая первичные продукции (г С·м⁻²·сезон⁻¹ или год⁻¹) в Районах 2 и 4 для начального периода (ПП₀) и периода интенсивной эвтрофикации (ПП_{max}) с величинами УПП для сезонов, использованными для расчета ПП₀

Сезон	Район 2			Район 4		
	ПП _{max}	УПП	ПП ₀	ПП _{max}	УПП	ПП ₀
Весна	30	4,12	7	59	3,60	16
Лето	57	2,18	26	91	1,91	48
Осень	43	2,68	16	48	2,34	21
Зима	34	1,94	18	68	1,69	40
Год	164	2,45	67	266	2,13	125

Величины ГПП₀ для районов внешнего шельфа (глубины 50–200 м) (Районы 5 и 6) и для узкого шельфа в южной и восточной частях моря (0–200 м) (Район 7) рассчитывались делением ГПП_{max} для этих районов (табл. 5.1) на увеличение ГПП (УГПП), равное: 2,14 для Районов 5 и 7 (такое же, как для глубоководной части Черного моря; раздел 5.2.1) и 2,13 для Района 6 (среднее значение УГПП для глубоководной части моря и прилежащего внутреннего района шельфа, Район 4) (табл. 5.3). В результате для Районов 5, 6 и 7 были получены значения ГПП для начального периода, равные соответственно 64, 89 и 69 г С·м⁻²·год⁻¹.

5.4. Долговременные изменения годовой первичной продукции

Обобщение изменений ГПП в различных районах Черного моря с 1960-х по начало 1990-х гг., которое приведено на рис. 5.11, указывает на то, что во всех районах Черного моря, включая глубоководную часть, во второй половине XX в. произошло существенное увеличение ГПП. Следует отметить также, что полученные нами значения ГПП для начального периода (<100 г С·м⁻²·год⁻¹) и данные по долговременным изменениям ГПП в Черном море (увеличение приблизительно в 2–2,5 раза) значительно отличаются от оценок ГПП и выводов Ю.И. Сорокина об отсутствии ее долговременных изменений, которые были сделаны, исходя из полученных им необычно высоких ГПП для 1960-х – 1970-х гг. (Sorokin, 2002). По этой же причине З.З. Финенко и др. (2009) не нашли какого-либо положительного тренда в значениях ГПП глубоководной части и моря в целом, сравнивая свои спутниковые

данные для ранних 2000-х гг. с данными *in situ* для 1950-х и 1960-х – 1970-х гг.

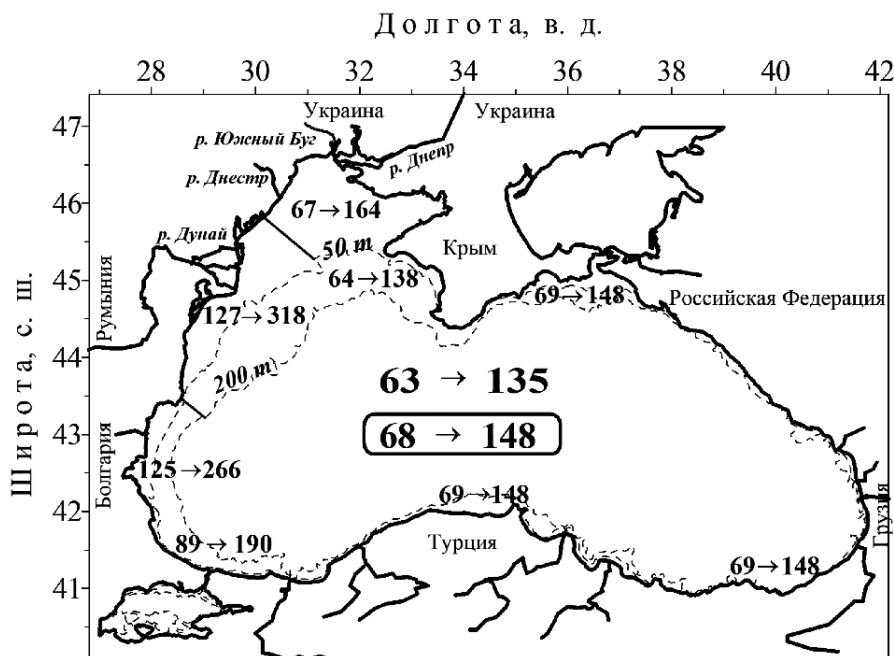


Рис. 5.11. Изменения ГПП ($\text{г С} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{год}^{-1}$) в различных районах Черного моря с начального периода (1960-е – 1970-е гг.) по период интенсивной эвтрофикации (середина 1980-х – начало 1990-х гг.) (Yunev et al., 2017b). Изменение ГПП в Черном море в целом показано в рамке

Fig. 5.11. Changes of APP ($\text{g C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{yr}^{-1}$) for different Black Sea regions from the initial period (1963–1976) to the intense eutrophication period (1985–1992) (Yunev et al., 2017b). The change of APP for the entire Black Sea is shown in the center frame

В то же время наши исследования долговременных изменений индикаторов эвтрофикации на шельфе (глава 3) и в глубоководной части моря (глава 4), а также целый ряд других исследований в Черном море свидетельствуют о существенном увеличении во второй половине XX в. биомассы фитопланктона, включая Хл *a*, и концентрации биогенных веществ – характеристик, которые, подобно первичной продукции, могут быть использованы для подтверждения изменения продуктивности моря (Wasmund et al., 2001). Например, в прибрежных водах Румынии и Болгарии было получено многократное увеличение в период с 1960-х/1970-х до 1980-х/ранних 1990-х гг.: биомассы фитопланктона с 2004 до $7143 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$ и зимней концентрации фосфатов и нитратов с 0,34 до 6,54 и 1,60 до $6,90 \text{ мМ}$ соответственно вблизи г. Константы и биомассы

фитопланктона с 347 до 4932 мг·м⁻³ у мыса Галата (Bodeanu et al., 1998). Подобным образом в Районе 3 приблизительно в тот же период произошло увеличение: биомассы фитопланктона с 550 до 3850 мг·м⁻³, концентрации Хл *a* в поверхностном слое с 0,66 до 9,0 мг·м⁻³ (Yunev et al., 2007), зимней концентрации фосфатов и нитратов соответственно с 0,11 до 0,30 и 1,31 до 5,30 µМ (рис. 3.1 и 3.2).

В глубоководной части Черного моря с 1960-х/1970-х до 1980-х/ранних 1990-х гг. произошло увеличение в среднем для лета: суточной первичной продукции с 50–200, 60–90 и 130–150 мг С·м⁻²·день⁻¹ соответственно (Сорокин, 1962; Финенко, 1967; Ведерников, Демидов, 1993) до 400–600 мг С·м⁻²·день⁻¹ (Yunev et al., 2002), биомассы фитопланктона с 3,3 до 19,6 г·м⁻² (Mikaelyan et al., 2013), концентрации Хл *a* в поверхностном слое с 0,15 до 0,99 мг·м⁻³ и в глубинном максимуме с 0,40 до 3,08 мг·м⁻³ (рис. 4.1, А, Б), а также увеличение среднегодовой концентрации нитратов в глубинном максимуме с 1,90 до 7,72 µМ (рис. 4.2, А). Безусловно, перечисленные выше многочисленные свидетельства изменений индикаторов эвтрофикации как на шельфе, так и в глубоководной части моря указывают на более низкие значения ГПП в начальный период в сравнении с периодом интенсивной эвтрофикации, а следовательно, подтверждают факт увеличения первичной продукции Черного моря во второй половине 20-го столетия.

Согласно нашим данным, начальный период характеризовался относительно невысокими значениями ГПП в большинстве районов шельфа и в глубоководной части Черного моря, которые были в пределах 63–89 г С·м⁻²·год⁻¹. Более высокие значения ГПП₀ получены только для районов внутреннего шельфа, непосредственно подверженных влиянию вод Дуная (127 и 125 г С·м⁻²·год⁻¹ для Районов 3 и 4 соответственно). Для этих двух районов были также получены самые большие ГПП_{max} (318 г С·м⁻²·год⁻¹ для Района 3 и 266 г С·м⁻²·год⁻¹ для Района 4). Максимальное увеличение ГПП (~2,5 раза) наблюдалось в северо-западных районах внутреннего шельфа (Районы 2 и 3), поскольку эти районы непосредственно подвержены влиянию крупных черноморских рек, поставляющих биогенные вещества в море. В других районах, включая глубоководную часть моря, ГПП увеличилась приблизительно в 2 раза. В трех районах шельфа, не подверженных влиянию вод Дуная (Районы 2, 5 и 7), ГПП были близки к значениям для глубоководной части моря. В свою очередь, ГПП для всего Черного моря в целом в период эвтрофикации возросла с 68 до 148 г С·м⁻²·год⁻¹.

Представляется интересным сравнить изменения ГПП в Черном и Балтийском морях, поскольку эти внутренние европейские моря имеют существенные различия в физико-химических и биологических харак-

теристиках (Leppakoski, Mihnea, 1996), но оба испытали во второй половине XX в. достаточно интенсивные эвтрофикационные воздействия (Elmgren, 1989; Mee, 1992). Также следует отметить, что подход для оценки ГПП начального периода на шельфе, разработанный на Балтике (Elmgren, 1989), был применен нами для черноморских условий.

Полученные нами увеличения ГПП для глубоководной части моря и различных районов черноморского шельфа (~2–2,5 раза) были выше, чем увеличения ГПП в 1990-х гг. по сравнению с доэвтрофикационным периодом для отдельных районов Балтийского моря (суб-мореи, больших заливов, проливов и частей внутреннего шельфа, расположенных против больших рек, так называемых «языков» рек), которые колебались по разным оценкам в пределах ~1,5–2 раза (Elmgren, 1989; Richardson, Neilmann, 1995; Wasmund et al., 2001). При этом, в отличие от Черного моря, где существенное увеличение ГПП наблюдалось во всех районах моря, ГПП северной части Балтийского моря (Ботнического моря, Ботнического и Финского заливов), куда не впадают крупные реки, практически не изменилась, сохраняясь на уровне ~50–70 г С·м⁻²·год⁻¹, который был ниже, чем ГПП в других районах в доэвтрофикационном периоде (~90–130 г С·м⁻²·год⁻¹; Wasmund et al., 2001).

Таким образом, можно предположить, что поступление биогенных веществ в Черное море и как результат его эвтрофирование во второй половине XX в. было большим, чем для Балтийского моря, что находит подтверждение в прямых исследованиях их поступления в моря. Так, в работе (Gustafsson et al., 2012) сообщается о двух–трехкратном увеличении поступления неорганического азота в Балтийское море в этот период, тогда как его поступление в Черное море только с водами Дуная увеличилось в 5 раз (Северо-западная часть..., 2006; Sociasu et al., 1996; Konovalov et al., 1999).

5.5. Изменение трофического статуса бассейна

Принято считать, что оценка трофического статуса водной экосистемы становится особенно актуальной, если экосистема была подвержена эвтрофикации (Wasmund et al., 2001). Из определения процесса, данного С. Никсоном (Nixon, 1995) как «увеличение в скорости поступления органического вещества в экосистему», следует, что эвтрофикация ведет прежде всего к увеличению количества органического вещества (энергии), которое становится доступным для поддержания метаболических потребностей экосистем. Поэтому эвтрофикация экосистемы, безусловно, означает прежде всего увеличение ее трофности. Следовательно, если ставится вопрос об оценке трофического статуса

экосистемы Черного моря, то следует учитывать, во-первых, невозможность постоянства этого статуса во второй половине XX в. (прежде всего вследствие эвтрофикации экосистемы в этот период) и, во-вторых, то, что решение вопроса лежит исключительно в плоскости установления степени его увеличения.

Кроме того, С. Никсон (Nixon, 1995) отмечал также, что источниками органического углерода, поступающего в экосистему, могут быть или автохтонный углерод (процесс фотосинтеза), и/или органическое вещество извне (например, со стоком рек) – аллохтонный углерод, и что наибольший вклад в увеличение поступления органического углерода в большинстве морских экосистем во второй половине XX в. приходится, вероятнее всего, на автохтонный углерод, т.е. на первичную продукцию. Сравнение этих двух источников органического углерода в Черном море (табл. 5.4) подтверждает предположение С. Никсона (Nixon, 1995), что поступление в морские экосистемы автохтонного органического углерода превышает в разы поступление углерода со стоком рек, особенно в период интенсивной эвтрофикации.

Таблица 5.4. Сравнение двух основных источников поступления органического углерода ($C_{орг}$) в Черное море

Источник поступления $C_{орг}$	Площадь*	$C_{орг}$, 10^6 т $C \cdot год^{-1}$	
		0	1
1. Фотосинтез в районах**:			
наиболее продуктивный шельф (Районы 2+3)	21350	2,7	6,5
остальной шельф (Районы 1, 4–6)	89950	6,2	13,9
глубоководная часть моря (Район 7)	305960	19,3	41,3
все Черное море	417260	28,2	61,7
2. Со стоком рек***		1,9	2,2

Примечание. * – согласно (GEBSO, 2003); ** – районы согласно рис. 2.1; *** – согласно (Северо-западная часть..., 2006). Фотосинтез в различных районах и моря в целом и поступление в море со стоком рек в начальный период (0) и период интенсивной эвтрофикации (1).

Из табл. 5.4 также следует, что 67% автохтонного органического углерода в Черном море продуцируется в глубоководной части моря вследствие значительно большей ее площади и только 11 и 23% органического углерода синтезируется соответственно в более продуктивном и оставшихся районах шельфа. Кроме того, наиболее вероятно, что вклад фитобентоса в общую первичную продукцию в Черном море очень незначительный. Это предположение основывается на оценках, которые были сделаны для мелководных лагун и центральной части

Балтийского моря, где микро- и макрофитобентос продуцируют соответственно только 7% (Wasmund, 1986) и 3% (Elmgren (1984) общей первичной продукции. Принимая во внимание, что большая часть Черного моря существенно более глубокая, где свет не может поддерживать продукцию фитобентоса, его вклад в общую первичную продукцию будет значительно меньше, чем на Балтике. Поэтому изменение трофического статуса как различных районов черноморского шельфа, так и глубоководной части моря может быть оценено корректно по изменению годовой продукции только фитопланктона (рис. 5.11).

Вместе с тем следует также отметить, что для внутренних морей установлено соответствие между пределами значений ГПП и других характеристик (табл. 5.5), которые тесно связаны с первичной продукцией и которые могут быть использованы для приблизительной оценки уровней трофности внутренних морей, в случае отсутствия данных по ГПП (Wasmund et al., 2001). Согласно данным, представленным на рис. 5.11 и в табл. 5.5, интенсивное поступление неорганического азота и фосфатов в Черное море во второй половине XX в. (Мее, 1992), стимулировавшее эвтрофикацию, привело к увеличению трофического уровня всех его районов. Статус большей части районов моря изменился с олиготрофного на мезотрофный, тогда как воды внутреннего шельфа (<50 м) напротив Румынии и Болгарии, подверженные непосредственно влиянию вод Дуная, из мезотрофных стали эвтрофными. В целом уровень трофности всего Черного моря также изменился с олиготрофного на мезотрофный.

Таблица 5.5. Классификация трофических уровней для внутренних морей (Wasmund et al., 2001)

Трофический уровень	ГПП, г С·м ⁻² ·год ⁻¹	БФ, мг·м ⁻³	Хл <i>a</i> , мг·м ⁻³	P-PO ₄ , μМ	ΣN, μМ
Олиготрофный	<100	<500	<0,8	<0,2	<2
Мезотрофный	100–250	500–2000	0,8–4,0	0,2–0,8	2–10
Эвтрофный	250–450	2000–4000	4,0–10,0	0,8–3,0	10–60
Гипертрофный	>450	>4000	>10,0	>3,0	>60

Условные обозначения: ГПП – годовая первичная продукция, БФ и Хл *a* – среднегодовые значения для эвфотического слоя соответственно биомассы фитопланктона и концентрации хлорофилла *a*; P-PO₄ и ΣN – среднезимние значения для верхнего перемешанного слоя соответственно концентрации фосфатов и суммарной концентрации нитратов, нитритов и аммония.

При этом на северо-западном шельфе были получены значительные различия трофности между соседними районами, находящимися под влиянием крупных черноморских рек: Районом 2, на который влияют в

основном воды Днепра, Днестра и Южного Буга, и Районом 3, находящимся под влиянием дунайских вод (рис. 2.1). Большая продуктивность Района 3 имеет то же объяснение, что и значительно более высокие концентрации Хл *a* в этом районе (рис. 5.6), т.е. более высокий речной сток и соответственно более высокое поступление биогенных веществ в этот район. Годовой сток р. Дунай ($\sim 210 \text{ км}^3 \text{ год}^{-1}$) значительно превышает суммарный сток Днепра, Днестра и Южного Буга ($\sim 63 \text{ км}^3 \cdot \text{год}^{-1}$), и соответственно поступление неорганического азота и фосфатов с водами Дуная в 4–6 раз выше, чем поступление с водами трех других рек (табл. 5.6), обеспечивая значительно большую продукцию в Районе 3 (рис. 5.9).

Таблица 5.6. Поступление биогенных веществ ($10^3 \text{ т} \cdot \text{год}^{-1}$) на северо-западный шельф со стоком р. Дунай, а также с суммарным стоком Днепра, Днестра и Южного Буга (ДДЮБ) в течение двух межгодовых периодов (Северо-западная часть..., 2006; Cociasu et al., 1996; Konovalov et al., 1999)

Биогенные вещества	1950–1960 гг.		1980–1990 гг.	
	Дунай	ДДЮБ	Дунай	ДДЮБ
Неорганический азот	141,8	33,84	756,0	110,3
Фосфаты	12,7	2,35	39,6	4,98
Силикаты	785,0	188,7	252,0	77,1

Снижение значений ГПП в глубоководной части моря в пост-эвтрофикационном периоде по сравнению с периодом интенсивной эвтрофикации (со 135 до $105 \text{ г С} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{год}^{-1}$) показывает, что, несмотря на уменьшение трофности приблизительно на 20% (по оценкам ГПП), глубоководная часть Черного моря в пост-эвтрофикационном периоде остается мезотрофной. Подобный вывод может быть сделан в первом приближении также для шельфа, если руководствоваться данными по многолетним изменениям летней концентрации кислорода в поверхностном слое и на горизонте под термоклинном (рис. 3.4 и 3.5). Из вышеприведенного следует, что трофический статус всего Черного моря в целом в пост-эвтрофикационном периоде остается, наиболее вероятно, мезотрофным.

Chapter 5 analyzes the historical data on the estimates of the annual primary production in the Black Sea and gives its new estimates made for various areas of the sea and three interannual periods: 1) 1960s –1970s, 2) the second half of the 1980s – the early 1990s and 3) the second half of the 1990s – the early 2000s. This chapter also analyzes the change in the trophic status of the basin during the period of active anthropogenic impact on the Black Sea ecosystem and significant climatic fluctuations in the region.

Глава 6

ВЛИЯНИЕ ЭВТРОФИКАЦИИ НА ТРАНСФОРМАЦИЮ АВТОХТОННОГО ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА В ПИЩЕВОЙ СЕТИ В ПЕЛАГИАЛИ ЧЕРНОГО МОРЯ

6.1. Предисловие

В конце 1990-х – начале 2000-х гг. стало очевидно, что одной из ключевых экологических проблем черноморской экосистемы являются изменения пищевой сети в пелагиали, вызванные во второй половине 20-го столетия интенсификацией поступления в море азота и фосфора и связанными с этим эвтрофикационными эффектами (Black Sea Commission, 1996, 2008; GEF-UNDP, 2006; Parr et al., 2005). Однако первые значительные неблагоприятные изменения антропогенного характера в пищевой сети в пелагиали Черного моря произошли еще в доэвтрофикационный период – в результате антропогенной элиминации популяций дельфинов и крупных хищных рыб в 1960-х – 1970-х гг. (Daskalov et al., 2007). Позднее, уже в период интенсивной антропогенной эвтрофикации в Черном море (вторая половина 1980-х – начало 1990-х гг.), случился экологический кризис, характеризующийся значительным падением запасов МПР и необыкновенно интенсивным развитием по всему морю хищного гребневика-вселенца *Mnemiopsis leidyi* (Gucu, 2002; Shiganova, 1998). В дальнейшем, после 1993 г., наблюдались положительные изменения в пищевой сети: приблизительно двукратное увеличение запасов МПР, уменьшение всплеск численности мнемииопсиса и появление другого желетелого вселенца гребневика *Beroe ovata* – хищника мнемииопсиса (Daskalov et al., 2007; Kideys et al., 2005; Shiganova et al., 2001).

Выяснение механизмов, ответственных за изменения пищевой сети в пелагиали Черного моря во второй половине XX – начале XXI в., а также роли в этих изменениях антропогенных факторов и климата, как правило, проводилось, как и исследование механизмов эвтрофикации в настоящей работе, с использованием анализа долговременных изменений различных индикаторов, в данном случае индикаторов пищевой сети (Daskalov, 2003; Daskalov et al., 2007; Oguz, Gilbert, 2007; Oguz, Velikova, 2010; Oguz et al., 2012a, b), и моделирования (Akoglu et al.,

2014; Berdnikov et al., 1999; Daskalov, 1999, 2002; Gucu, 2002; Knowler, 2007; Llope et al., 2011; Oguz, 2007; Oguz et al., 2008). В качестве индикаторов пищевой сети обычно брались биомасса организмов всех трофических уровней и биомасса ключевых видов, а также общие запасы рыб и/или уловы мелких пелагических рыб.

Модельные исследования позволяют получать дополнительные количественные показатели, такие как отношения продукции и потребления к биомассе и экотрофная эффективность (части продукции каждой группы организмов, которая утилизируется в экосистеме). Использование статической “mass-balance” модели позволило авторам (Akoglu et al., 2014) применить для исследования изменений черноморской пищевой сети в период с 1960 по 2000 г. новые экосистемные и экологические индикаторы, такие как: ‘Total System Throughput’ – сумма всех потоков энергии через экосистему; ‘Finn’s Cycling Index’ – количество ‘Total System Throughput’, которое циркулирует в экосистеме; ‘Finn’s mean path length’ – индекс для измерения эффективности, с которой энергия трансформируется между соседними трофическими уровнями, а также другие индикаторы.

Все исследования пищевой сети в черноморской пелагиали базировались на многочисленных, упомянутых выше индикаторах и охватывали периоды с интенсивным проведением морских экспедиций в Черном море. В этих исследованиях использовалось большое количество разнообразных *in situ* данных (Black Sea Data Base, 2003). Например, в большинстве исследований пищевой сети в пелагиали были использованы данные за 1980-е – ранние 1990-е гг., когда от 2 до 7 экспедиций проводилось ежегодно в глубоководной части Черного моря всеми причерноморскими странами и США (Yunev et al., 2002).

Однако во второй половине 1990-х и особенно в 2000-х гг. число экспедиционных исследований как на шельфе, так и в глубоководной части моря резко сократилось (Black Sea Data Base, 2003). В результате этого существенный недостаток *in situ* данных в последние годы делает вышеупомянутые подходы к анализу пищевой сети в пелагиали проблематичными. Актуальными становятся методы, менее сложные и трудоемкие, которые могут быть использованы для описания изменений пищевой сети в пелагиали Черного моря во времени на базе небольшого числа параметров (индикаторов).

Таким универсальным индикатором изменений пищевой сети в морской пелагиали может быть соотношение между продукцией пелагических рыб (верхний трофический уровень пищевой цепи) и биомассой фитопланктона (Sommer et al., 2002). Временная динамика этого соотношения отображает качественные особенности структуры пелагиче-

ской пищевой сети при разных уровнях поступления биогенных веществ в море и зависит от количества трофических связей между фитопланктоном и пелагическими рыбами. Следовательно, отношение продукций пелагических рыб и фитопланктона дает информацию не только о структуре пищевой сети в пелагиали, но и о путях, по которым происходит трансформация первичной продукции при ее передвижении к высшим трофическим уровням (Sommer et al., 2002). Для экосистем, подверженных антропогенной эвтрофикации, такое отношение может быть весьма полезным индикатором для оценки изменений пелагической пищевой сети во времени.

В предыдущих главах было показано, что экосистема Черного моря прошла различные фазы эвтрофикации и с середины 1990-х гг. наблюдается снижение поступления биогенных веществ в море с берега. Ранее отмечалось, что элиминация крупных хищных рыб произошла еще в доэвтрофикационном периоде (Daskalov et al., 2007). Также известно, что биомасса всех морских организмов (измеряемая значительно проще, чем продукция) зависит от их продукционного уровня (Основы биологической..., 1979; Шульман, Урденко, 1989; Odum, 1971). С учетом вышеприведенных фактов основной задачей настоящего исследования была оценка долговременных изменений в Черном море отношения запасов (биомасс) мелких пелагических рыб (хамсы и шпрота) и биомассы фитопланктона. Оценивая долговременные изменения этого отношения (названного Q-фактором от английского слова «Quality»; Юнев и др., 2009), мы полагали, что оно, по аналогии с отношением продукций пелагических рыб и фитопланктона, может быть индикаторной оценкой качественных изменений конфигурации пищевой сети в черноморской пелагиали.

6.2. Долговременные изменения запасов мелких пелагических рыб и биомассы фитопланктона

В данных по изменению запасов обеих популяций мелких пелагических рыб (МПР) и биомассы фитопланктона в Черном море за период с 1960-х по начало 2000-х гг. присутствуют как межгодовые колебания, так и долговременные тренды (рис. 6.1). Особенно большие колебания запасов хамсы и шпрота наблюдались с поздних 1970-х гг. до 1987 г. Наибольшие колебания биомассы фитопланктона и в глубоководной части, и на шельфе произошли несколько позднее – с начала 1980-х до середины 1990-х гг. После этих периодов высоких уровней запасы МПР и биомассы фитопланктона уменьшились приблизительно наполовину, хотя межгодовые колебания обеих характеристик остались значительными.

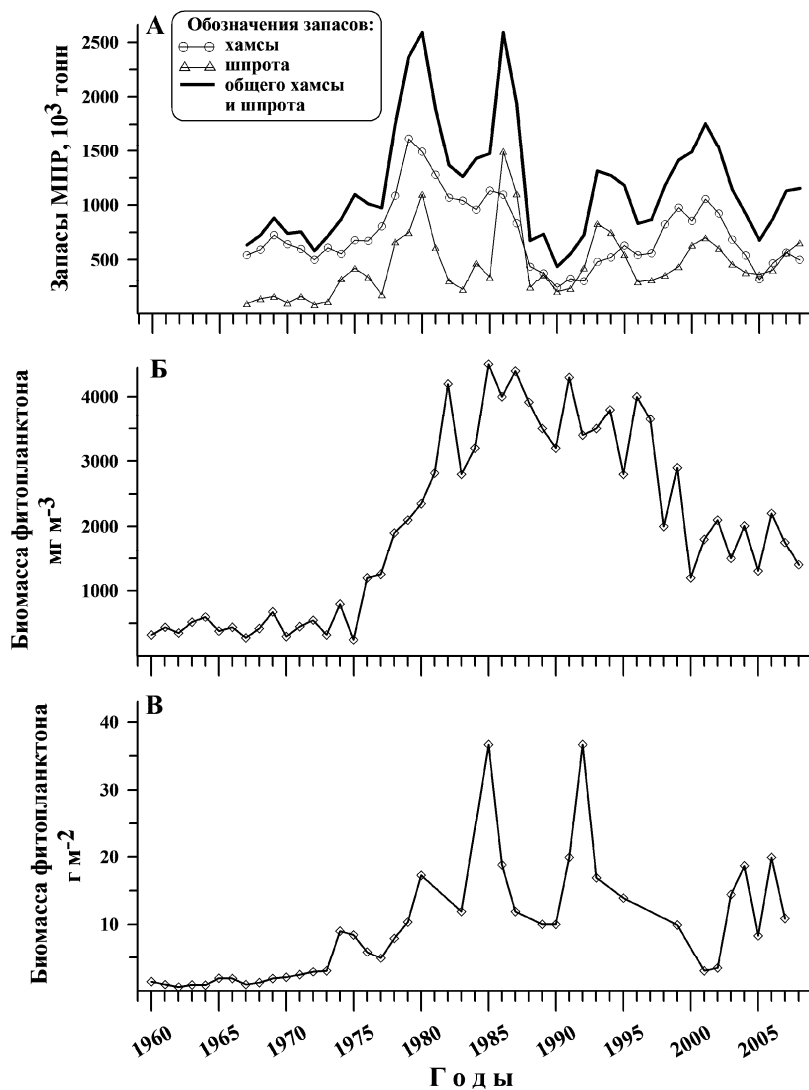


Рис. 6.1. Долговременные изменения среднегодовых запасов мелких пелагических рыб в Черном море (А), биомассы фитопланктона на придунайском шельфе (Б) и в глубоководной части моря (В) (Yunev et al., 2017a)

Fig. 6.1. Long-term changes of annual means of small pelagic fish stocks in the Black Sea (А), phytoplankton biomass on the Danube shelf (Б) and area-specific phytoplankton biomass in the open sea (В) (Yunev et al., 2017a)

Для периодов с разной интенсивностью поступления биогенных веществ в Черное море различия в уровнях запасов рыб и биомассы фитопланктона также были значительными (табл. 6.1). Для доэвтрофического периода биомассы фитопланктона как на придунайском

шельфе, так и в глубоководной части моря были относительно низкими: соответственно $432 \pm 120 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$ и $1,63 \pm 0,77 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$. Этот период характеризовался также невысокими общими запасами МПР: $718 \pm 95 \times 10^3 \text{ т}$. Во второй половине 1980-х гг. (в период интенсивной эвтрофикации) биомасса фитопланктона увеличилась в 10–14 раз, тогда как запасы МПР выросли приблизительно в 2,5 раза (табл. 6.1).

Таблица 6.1. Продукционные характеристики черноморской пелагиали (биомасса фитопланктона на шельфе, $\text{мг} \cdot \text{м}^{-3}$ и в глубоководной части моря, $\text{г} \cdot \text{м}^{-2}$; запасы МПР, 10^3 т) для четырех межгодовых периодов

Периоды*	Биомасса фитопланктона		Запасы МПР
	Шельф	Глубоководная часть моря	
I	432 ± 120	$1,63 \pm 0,77$	718 ± 95
II	4205 ± 288	$22,5 \pm 12,8$	1819 ± 534
III	3600 ± 480	$19,2 \pm 12,5$	613 ± 143
IV	1696 ± 364	$13,7 \pm 4,8$	1187 ± 348

*Периоды: I – доэвтрофикационный (до 1973 г.), II – интенсивной эвтрофикации (1985–1988 гг.), III – экологического кризиса (1989–1992 гг.), IV – пост-эвтрофикационный (2000–2008 гг.).

Во время экологического кризиса (1989–1992 гг.) запасы МПР сократились в 3 раза, а биомасса фитопланктона уменьшилась незначительно как на шельфе, так и в глубоководной части моря. В последовавшем за экологическим кризисом пост-эвтрофикационном периоде запасы МПР, напротив, почти удвоились, тогда как биомасса фитопланктона уменьшилась приблизительно в 2 и 1,5 раза соответственно на шельфе и в глубоководной части моря (за исключением 2001 и 2002 гг., которые характеризовались необычно низкой биомассой фитопланктона).

Несмотря на противоположные тренды суммарных запасов МПР и биомассы фитопланктона до и после экологического кризиса, была получена положительная корреляция между этими двумя характеристиками как для шельфа, так и для глубоководной части моря (рис. 6.2). Следовательно, с большой степенью вероятности можно полагать, что период экологического кризиса является исключением из общих закономерностей функционирования пищевой сети в пелагиали Черного моря.

6.3. Долговременные изменения Q-фактора

Для выражения Q-фактора в безразмерных единицах использовался расчет биомассы фитопланктона (средней для слоя 0–25 м на шельфе и интегральной для слоя 0–100 м в глубоководной части моря) в тоннах

(подобно запасам МПР), что достигалось ее интегрированием: на шельфе, для слоя 0–25 м и площади выбранного Района 8 (~36000 км²; рис. 2.1) и в глубоководной части моря, для слоя 0–100 м и площади всего Района 1 (~306000 км²; GEBCO, 2003). Тренды долговременных изменений Q-фактора практически не различались для шельфа и глубоководной части моря (рис. 6.3).

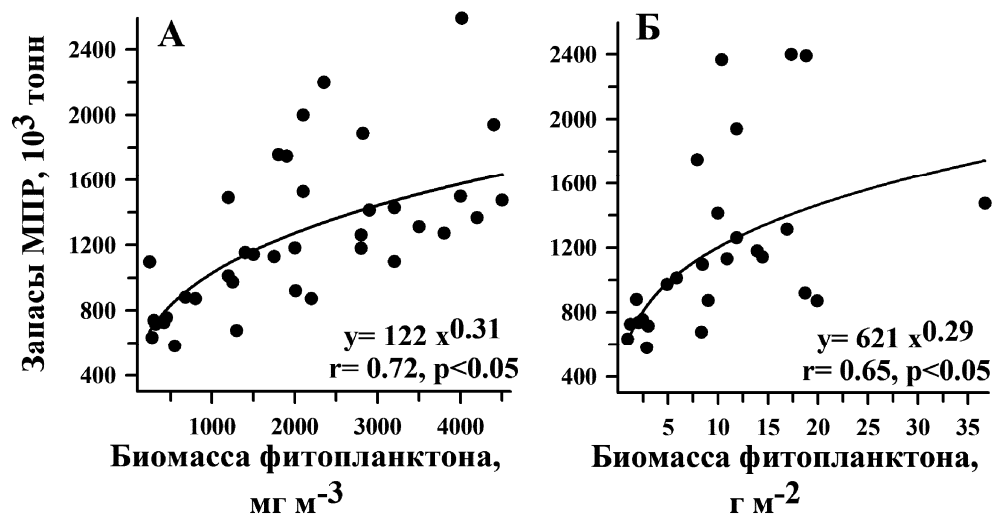


Рис. 6.2. Взаимосвязь между годовыми запасами мелких пелагических рыб и биомассой фитопланктона на придунайском шельфе (А) и в глубоководной части моря (Б) (Yunev et al., 2017a). Данные для периода экологического кризиса (1989–1992 гг.), а также данные 2001 и 2002 гг. с необычно низкой биомассой фитопланктона в пост-эвтрофикационном периоде на (Б) не включены в расчеты взаимосвязи между характеристиками

Fig. 6.2. Relationships between annual means of small pelagic stock and phytoplankton biomass on the Danube shelf (A) and in the open sea (Б) (Yunev et al., 2017a). The ecological crisis period data (1989–1992) as well as data for 2001 and 2002 with unusually low phytoplankton biomass values during the post-eutrophication period in (Б) were not included in the relationships

Самые высокие его значения наблюдались в доэвтрофикационном периоде: $1,96 \pm 0,38$ и $1,33 \pm 0,57$ соответственно на шельфе и в глубоководной части моря (табл. 6.2) и отвечали как низким запасам МПР, так и невысокой биомассе фитопланктона. В период эвтрофикации Q-фактор постепенно уменьшился приблизительно в 4,5 и 3,5 раза соответственно на шельфе и в глубоководной части моря, достигнув наименьших значений во время экологического кризиса.

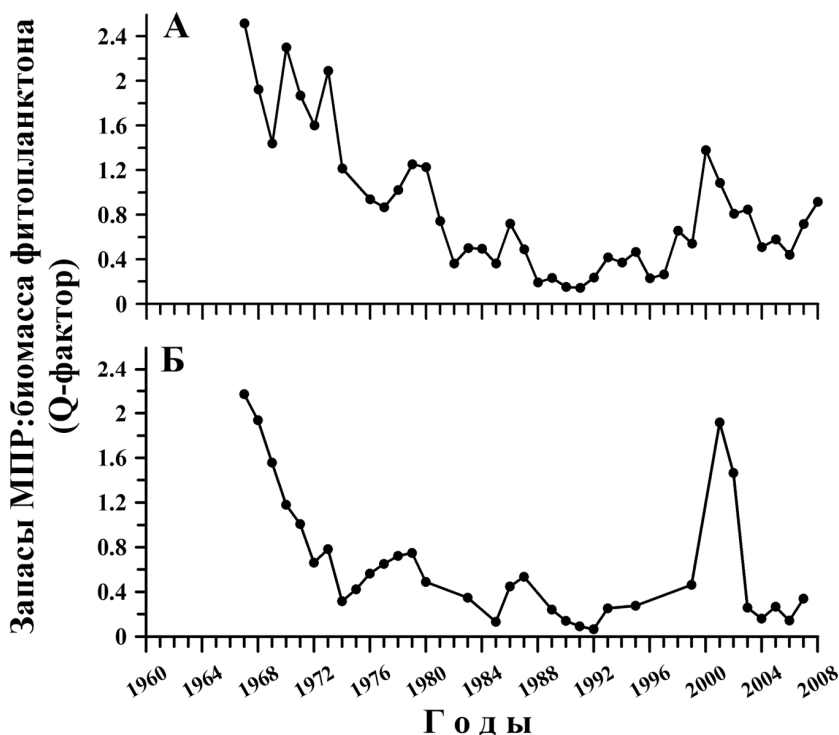


Рис. 6.3. Долговременные изменения Q-фактора на придунайском шельфе (А) и в глубоководной части моря (Б) (Yunev et al., 2017a)

Fig. 6.3. Long-term changes of Q-value for the Danube shelf (A) and the open sea (Б) (Yunev et al., 2017a)

В следующем, пост-эвтрофикационном периоде Q-фактор увеличился приблизительно в 4 и 2 раза по сравнению с периодом экологического кризиса соответственно на шельфе и в глубоководной части моря. Экстремально высокие отношения запасов МПР и биомассы фитопланктона для глубоководной части моря в 2001 и 2002 гг. (рис. 6.3, Б), являющиеся результатом необычно низкой биомассы фитопланктона (рис. 6.1, В), не были включены в расчет средней величины Q-фактора для периода после 1993 г. В этом периоде наблюдались некоторые признаки восстановления черноморской экосистемы после экологического кризиса: уменьшение поступления биогенных веществ со стоком рек в море (Cociasu, Pora, 2005; Oguz, Gilbert, 2007), двукратное увеличение запасов МПР (рис. 6.1, А), стабилизация биомассы мнемниопсиса на умеренных уровнях (Kideys, 2002). Однако значения Q-фактора в 2000–2008 гг. были далеки от уровня, который наблюдался

в доэвтрофикационном периоде, а, скорее, были близки к характерным для середины периода эвтрофикации (табл. 6.2).

Таблица 6.2. Q-фактор на шельфе и в глубоководной части моря для четырех периодов (периоды те же, что в табл. 6.1)

Период	Шельф	Глубоководная часть моря
I	$1,96 \pm 0,38$	$1,33 \pm 0,57$
II	$0,44 \pm 0,22$	$0,37 \pm 0,21$
III	$0,19 \pm 0,05$	$0,13 \pm 0,08$
IV	$0,81 \pm 0,30$	$0,27 \pm 0,12$

6.4. Связь между Q-фактором, конфигурацией пищевой сети в пелагиали и интенсивностью поступления биогенных веществ в Черное море в различные периоды

В морской пелагиали одновременно существует два основных типа пищевых цепей, по которым энергия, аккумулированная первичными продуцентами (фитопланктоном), трансформируется к представителям высших трофических уровней (Greve, Parsons, 1977): короткая «классическая» линейная трофическая цепь с пелагическими рыбами на верхнем трофическом уровне и существенно длинее «классической» трофическая цепь желтелого зоопланктона с присутствием в ней так называемой микробной «петли»:

- 1) диатомовые и крупные флагелляты → растительноядный, рачковый мезозоопланктон → пелагические рыбы;
- 2) пико- и нанофитопланктон → микрзоопланктон → желтелый зоопланктон.

Два основных пути трансформации первичной продукции к высшим трофическим звеньям имеют разную эффективность передачи энергии. «Классическая» линейная трофическая цепь характеризуется высокой эффективностью передачи энергии в отличие от трофической цепи второго типа. В последней преобладают организмы с низкой пищевой ценностью, высокими скоростями дыхания и низкой экотрофной эффективностью (Velikova, Mihneva, 2005). В то же время ни один из этих двух путей передачи энергии не является эксклюзивным. Один из них преобладает в

определенный период времени и/или в данном районе в зависимости от различных природных условий (Parsons, Lalli, 2002).

Согласно приведенной выше схеме основных типов пищевых цепей, пути трансформации первичной продукции зависят прежде всего от структуры фитопланктонного сообщества. Преобладание диатомовых и крупных флагеллят в фитопланктоне создает предпосылки для реализации «классической» линейной трофической цепи, а преобладание пико- и нанофитопланктона приводит к доминированию трофической цепи, конечным звеном которой является желетелый макропланктон (Greve, Parsons, 1977; Sommer et al., 2000, 2002, 2012). В свою очередь, известно, что структура фитопланктонного сообщества определяется в значительной степени интенсивностью поступления в экосистему биогенных элементов N, P и Si, как было продемонстрировано нами ранее, в главах 3–5.

Анализируя временную динамику соотношения между продукцией пелагических рыб и биомассой фитопланктона в морских экосистемах, У. Соммер с соавт. (Sommer et al., 2002) разделили эти системы на три типа с различной конфигурацией пищевой сети в зависимости от поступления в них биогенных элементов. Две из этих конфигураций соответствуют черноморским условиям: ‘апвеллинговые системы’ и ‘эвтрофированные прибрежные системы’. Третья конфигурация (‘олиготрофные океанические системы’) соответствует, как следует из названия, океаническим системам, для которых характерно практически отсутствие поступления биогенных элементов в эвфотический слой извне (в данном случае из глубинных слоев) вследствие существования термоклина в течение года (обычно в тропической зоне), и не может быть применена для глубоководной части Черного моря.

6.4.1. Дозэвтрофикационный период

‘Апвеллинговые системы’ характеризуются интенсивным поступлением в эвфотический слой всех биогенных элементов, включая кремний, благодаря океаническим апвеллингам на континентальных склонах или зимнему конвективному перемешиванию в морях умеренных широт (Sommer et al., 2002). В отличие от океанических систем, в Черном море основное поступление биогенных веществ в эвфотический слой в доэвтрофикационном периоде осуществлялось со стоком крупных рек: Дуная, Днепра, Днестра и Южного Буга (Северо-западная часть..., 2006). В 1950-е и 1960-е гг. только с водами Дуная ежегодно поступало неорганического азота, фосфатов и силикатов $141,8 \times 10^3$, $12,7 \times 10^3$ и 785×10^3 т соответственно (табл. 5.6). Цветения диатомово-

го комплекса в зимне-ранневесенний период в глубоководной части Черного моря также свидетельствуют о поступлении биогенных веществ в эвфотический слой с глубинными водами (Mikaelyan et al., 2013; Yunev et al., 2005).

В доэвтрофикационном периоде в Черном море наблюдались чрезвычайно высокие элементные соотношения Si:N и Si:P. Например, Si:N в обеих частях моря были порядка 30–40 (Humborg et al., 1997; Kononov, Murray, 2001; Yunev et al., 2007). Это было следствием значительно большего поступления со стоком рек кремния по сравнению с азотом и фосфором (табл. 5.6) и его слабой утилизации во время малоинтенсивных цветений диатомовых водорослей как на шельфе (Bodeanu, 1989), так и в глубоководной части моря (Yunev et al., 2005). В свою очередь, показано, что такое соотношение биогенных элементов обычно способствует доминированию в фитопланктонном сообществе диатомовых водорослей (например, Sommer, 1998; Tilman et al., 1986).

Действительно, в доэвтрофикационном периоде на черноморском шельфе диатомовые составляли более 90% численности фитопланктона (табл. 6.3). В глубоководной части моря в этот период также доминировали диатомовые водоросли во время их зимне-ранневесенних цветений (Mikaelyan, 1995). Диатомовые водоросли вместе с крупными динофлагеллятами были основными компонентами пищи мезозоопланктона, состоящего в 1960-х – 1970-х гг. в основном из крупных копепод (Петипа, 1981). Доминирование диатомовых в доэвтрофикационном периоде стимулировало вторичную продукцию копепод посредством «классической» линейной трофической цепи. При этом биомассы наиболее массовых видов желетелого планктона в доэвтрофикационный период были низкими (рис. 6.4).

Таблица 6.3. Вклад (%) различных групп водорослей в общую численность фитопланктона (клеток/л) прибрежных вод Румынии в разные межгодовые периоды (Bodeanu, 1993)

Водоросли	1960–1970 гг.	1971–1980 гг.	1983–1990 гг.
Диатомовые	92,3	84,1	38,3
Динофлагелляты	7,6	11,8	20,0
Другие*	0,1	4,1	41,7

* Другие – мелкоразмерный фитопланктон из классов Cryptophyceae, Chrysophyceae, Суанорхусеа и неидентифицированных микрофлагеллят.

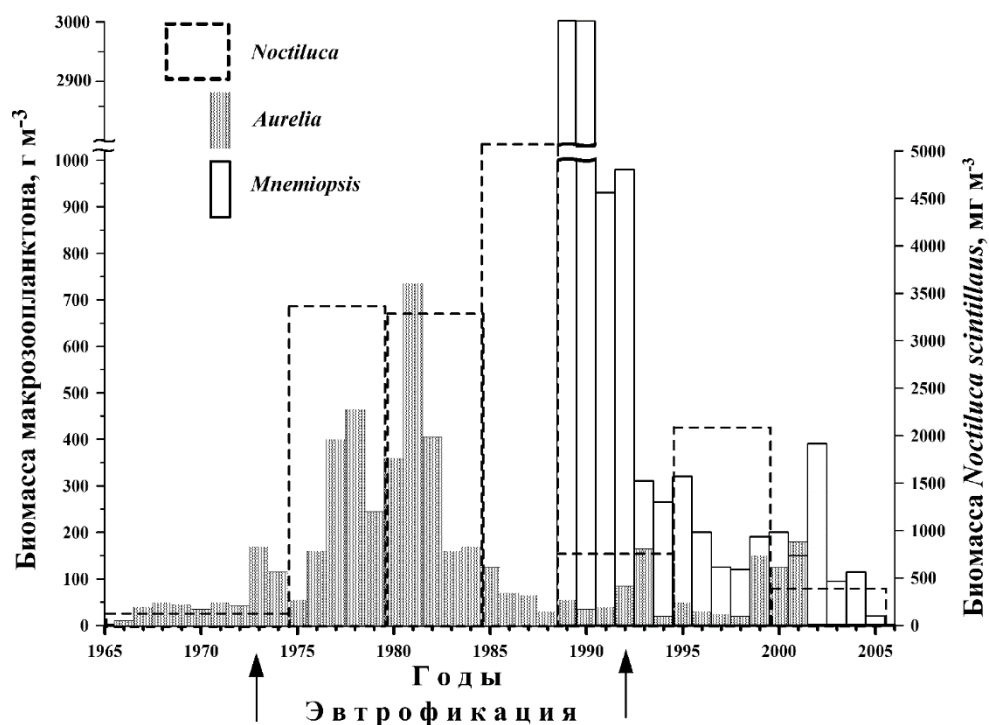


Рис. 6.4. Долговременные изменения биомасс наиболее массовых видов желтого зоопланктона (Shiganova et al., 2008): среднегодовых (*Aurelia* и *Mnemiopsis*) и средних за период (*Noctiluca*)

Fig. 6.4. Long-term changes of the most abundant gelatinous species biomass (Shiganova et al., 2008): annual (*Aurelia* and *Mnemiopsis*) and multi-annual (*Noctiluca*) averages

У. Соммер и др. (Sommer et al., 2002) в своем исследовании показали, что комбинация 'апвеллинговой системы' и «классической» линейной трофической цепи приводит в морских системах к максимальным отношениям 'продукция рыб: первичная продукция'. Поскольку для доэвтрофикационного периода нами были получены максимальные значения отношения биомасс рыб и первичной продукции, т.е. Q-фактора (рис. 6.3), с большой степенью вероятности можно полагать, что эти значения Q-фактора (по аналогии с отношением 'продукция рыб: первичная продукция') также отражают то, что трансформация первичной продукции в Черном море в этом периоде осуществлялась преимущественно посредством высокоэффективной «классической» линейной трофической цепи.

6.4.2. Период эвтрофикации

Для 'эвтрофицированных прибрежных систем' характерно интенсивное поступление извне азота и фосфора, но малоинтенсивное – кремния (Sommer et al., 2002). В 1970-х – первой половине 1980-х гг. поступление азота и фосфора в Черное море увеличилось, а кремния, напротив, уменьшилось (Мее, 1992). Так, годовое поступление с водами р. Дунай растворенного неорганического азота и фосфатов возросло приблизительно в 5 и 3 раза соответственно, тогда как силикатов – уменьшилось в 3 раза (табл. 5.6).

Вторая половина 1980-х – начало 1990-х гг. характеризовались значительным понижением температуры воздуха и поверхности моря в зимние месяцы (Belokopytov, 1998), что интенсифицировало зимнее конвективное перемешивание на шельфе и циркуляцию поверхностных вод в глубоководной части моря. Оба процесса способствовали поступлению биогенных веществ в эвфотический слой (подробнее см. в главах 3 и 4). В результате высокие концентрации азота и фосфора на шельфе и азота в глубоководной части моря наблюдались в течение всего периода эвтрофикации вследствие объединенных эффектов антропогенных и климатических факторов. В период эвтрофикации значительно увеличилась биомасса фитопланктона на шельфе (Petranu et al., 1999; рис. 6.1, Б), отмечались частые цветения диатомовых водорослей в глубоководной части моря в зимне-ранневесенний период (Mikaelyan, 1995; Mikaelyan et al., 2013) и необычно высокие биомассы фитопланктона и концентрации Хл *a* в летний период (рис. 6.1, В, 4.1, А, Б).

Интенсивное развитие диатомовых водорослей (использующих силикаты для построения своих скелетов) и их последующее отмирание после цветений явились одной из причин уменьшения концентрации силикатов в морской воде (Konovalov, Murray, 2001; Yunev et al., 2007). Концентрация силикатов уменьшилась также в результате сокращения их поступления с речным стоком (Северо-западная часть..., 2006), которое последовало за строительством многочисленных дамб на р. Дунай (Panin, Jira, 2002; Yunev et al., 2007). Силикаты осаждались в водохранилищах, сопутствующих дамбам (Humborg et al., 1997).

В результате разнонаправленных изменений концентрации биогенных элементов в Черном море произошли значительные изменения в элементных соотношениях. Например, на дунайском шельфе соотношение Si:N уменьшилось с 30:1 до 1:1 (Yunev et al., 2007), что создало неблагоприятные условия для развития диатомовых водорослей (Brzezinski, 1985; Kristiansen, Hoell, 2002). Диатомовые водоросли постепенно замещались на водоросли, не требующие кремний. Это были, как правило, трофически менее ценные мелкоразмерные виды.

Так, в Румынских прибрежных водах доля мелкоразмерных видов, таких как Cryptophyceae, Chrysophyceae, Cyanophyceae и других микрофлагеллят в период эвтрофикации увеличилась с 0,1% в 1960-х гг. до 41,7% в конце 1980-х – начале 1990-х гг. (табл. 6.3), а случаи цветения динофлагелляты *Prorocentrum cordatum* по отношению к случаям цветения диатомовой *Skeletonema costatum* увеличились более чем в 2 раза (табл. 3.1). На Болгарском шельфе биомасса диатомовых до 1970 г. составляла в среднем 86% общей ежегодной биомассы фитопланктона. В последующие два десятилетия она уменьшилась почти в 2 раза (Moncheva et al., 1995; Moncheva, Krastev, 1997). В глубоководной части моря мелкоразмерные кокколитофориды составляли около 50% численности фитопланктона в 1991 г. по сравнению с ~20% до 1986 г. (Георгиева, 1993; Маньковский и др., 1996). Безусловно, частые цветения фитопланктона и изменения его размерной и видовой структуры в период эвтрофикации должны были оказать влияние на зоопланктонное сообщество, а также привести к увеличению роли бактерий и их консументов, таких как гетеротрофные нанофлагелляты (рис. 6.5).

К сожалению, отсутствуют данные по долговременным изменениям гетеротрофных нанофлагеллят в Черном море. В действительности мониторинг фитопланктона в большинстве случаев включает определение гетеротрофных видов, но только крупных динофлагеллят, тогда как гетеротрофные нанофлагелляты исследованы слабо. Мониторинг бактерий и микрозоопланктона проводится соответственно с ранних 1950-х и ранних 1980-х (Островская и др., 1993; Сорокин, 1982). Дозвтрофикационный период (особенно 1951–1967 гг.) характеризовался низкими значениями численности бактериопланктона ($(0,175 \pm 0,125) \times 10^6$ клеток/мл) (рис. 6.6) и биомассы фитопланктона (рис. 6.1, Б) на северо-западном шельфе. В период эвтрофикации численность бактерий увеличилась в разы, подобно увеличению биомассы фитопланктона, достигнув $(2,5 \pm 1,8) \times 10^6$ клеток/мл в 1983–1988 гг. и $(3,2 \pm 3,1) \times 10^6$ клеток/мл в период экологического кризиса (Kovalova et al., 2010).

В эвтрофикационном периоде также произошло значительное увеличение численности доминирующих видов микрозоопланктона на северо-западном шельфе (рис. 6.6, Б, В и Г): инфузорий в 40 раз, науплиусов и ранних копепоидитных стадий планктонных ракообразных приблизительно в 3–5 раз. Следует отметить, что резкое уменьшение науплиусов и ранних копепоидитных стадий планктонных ракообразных в 1989 г. (данные по инфузориям отсутствуют) произошло, наиболее вероятно, вследствие огромной вспышки численности мнемииопсиса (рис. 6.4). Кроме того, в 1990-х гг. наблюдалось значительное увеличение биомасс другого желетелого зоопланктона: *Aurelia aurita* в ранних 1980-х гг. и

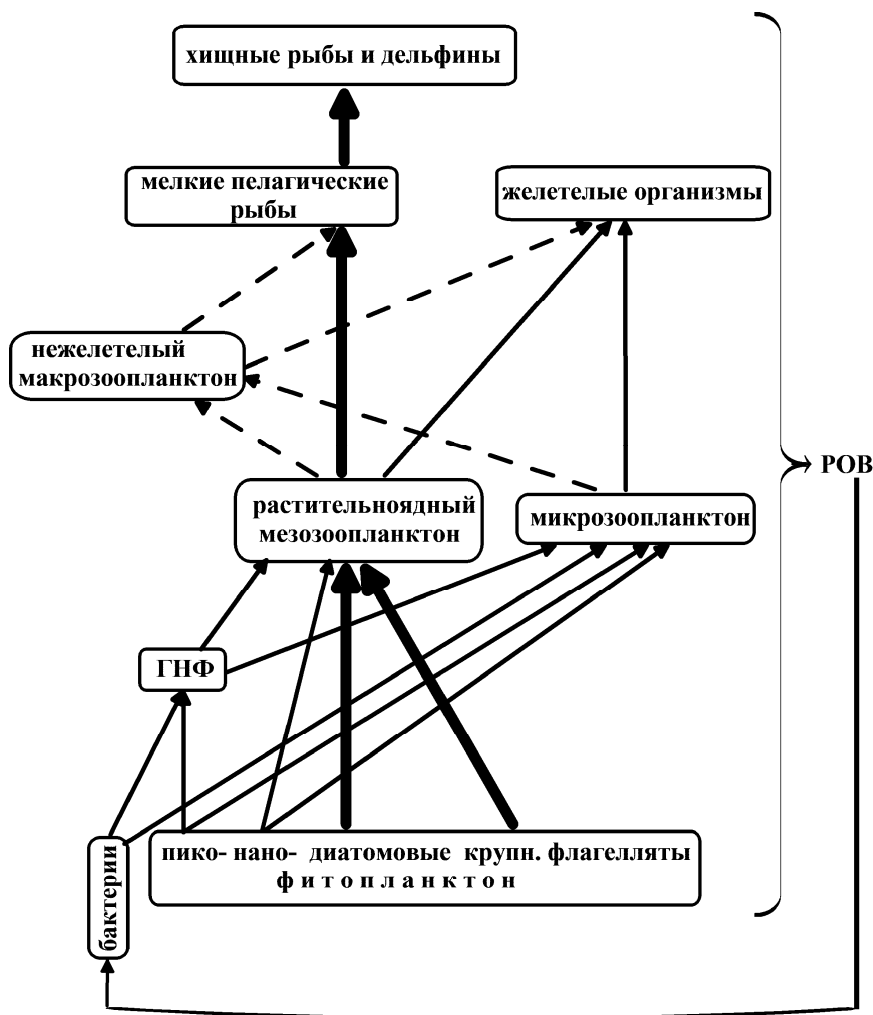


Рис. 6.5. Обобщенная схема пищевой сети в пелагиали Черного моря и ее основные трофические цепи: «классическая» линейная и желелелого зоопланктона, соответственно жирные и тонкие сплошные линии (изображена согласно Sommer et al., 2002 и модифицирована к черноморским условиям); из (Yunev et al., 2017a). Пунктирные линии показывают поток энергии через нежелелелый макрозоопланктон (в основном *Sagitta setosa*); POB – растворенное органическое вещество, ГНФ – гетеротрофные нанофлагоеллы

Fig. 6.5. The Black Sea generalized pelagic food web and its basic food chains: ‘muscle food chain’ and ‘jelly food chain’, correspondingly thick and thin arrows (redrawn from Sommer et al. (2002) and modified to Black Sea conditions); from (Yunev et al., 2017a). Dotted arrows illustrate the energy flow via non-gelatinous macrozooplankton (mainly, *Sagitta setosa*). POB – dissolved organic matter, ГНФ – heterotrophic nano-flagellates

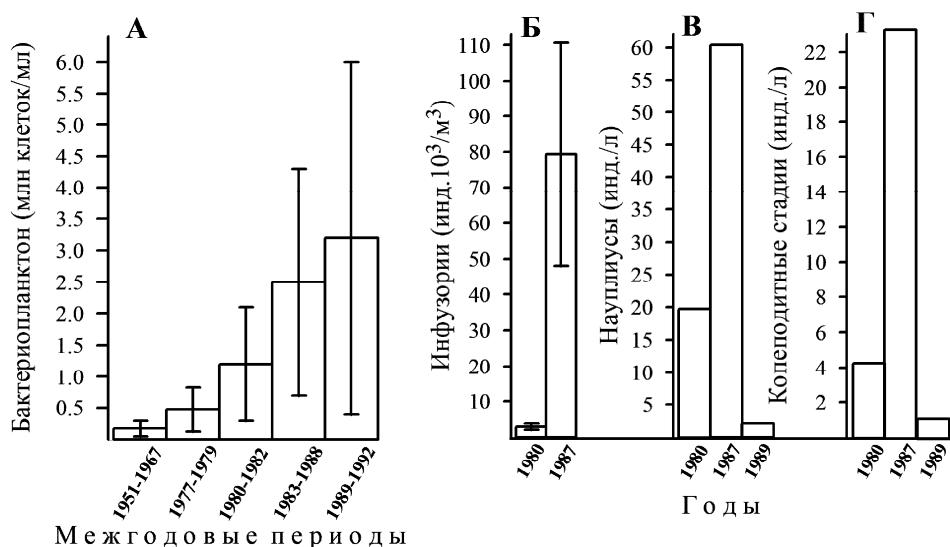


Рис. 6.6. Долговременные изменения численности (осредненной для слоя 0–20/25 м) среднегодового бактериопланктона (А) и доминирующих видов микрозоопланктона на северо-западном шельфе в сентябре: инфузорий (Б), науплиусов (В) и ранних копеподитных стадий планктонных ракообразных (Г) (Yunev et al., 2017a). Данные взяты из (Сорокин, 1982), на А: 1951–1979 гг.; (Kovalova et al., 2010), на А: 1980–1992 гг. и (Островская и др., 1993), на Б, В и Г

Fig. 6.6. Long-term changes of the annual abundance (averaged for the 0–20/25 m layer) of bacterioplankton (A) and dominant microzooplankton species on the northwestern shelf in September: infusoria (Б), nauplii (В) and copepod stages of plankton Crustacea (Г). Data were derived from Sorokin (1982) (A: 1951–1979), Kovalova et al. (2010) (A: 1980–1992), and Ostrovskaya et al. (1993) (Б, В and Г)

Noctiluca scintillans во второй половине 1980-х гг. Этот желетельный зоопланктон сохранял высокую биомассу в течение всего периода эвтрофикации вплоть до вспышки численности мнемииопсиса (рис. 6.4).

В противоположность составляющим элементам цепи желетелого зоопланктона среднегодовая биомасса растительного мезозоопланктона (за исключением ноктилюки) уменьшилась на шельфе приблизительно в 3 раза по сравнению с доэвтрофикационным периодом: с $14,8 \pm 5,4 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$ (1959–1971 гг.) до $4,8 \pm 2,8 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$ (1984–1991 гг.) (Kovalev et al., 1998b). Значительные изменения в сообществе копепод также наблюдались на северо-западном шельфе и в районе г. Севастополя (Крым) (Kovalev et al., 1998a; Gubanova et al., 2014). Так, биомасса наиболее распространенных видов копепод резко уменьшилась в 1970-е – 1980-е гг. и они перестали быть доминирующими во второй половине 1980-х гг. (табл. 6.4). Более того, три вида копепод: *Oithona nana*, *Acartia margalefi* и *Paracartia latisetosa* полностью исчезли в Черном море с

ранних 1990-х гг. Однако биомасса холодолюбивых *Calanus euxinus* и *Pseudocalanus elongatus* уменьшилась незначительно.

Таблица 6.4. Доминирующие виды копепод на северо-западном шельфе и в районе г. Севастополь (Крым) в различные межгодовые периоды (Kovalev et al., 1998a; Gubanova et al., 2014)

Доэвтрофикационный	Эвтрофикации	Пост-эвтрофикационный
<i>Paracartia latisetosa</i>	<i>Acartia clausi</i> (мелкие)	<i>Acartia clausi</i> (мелкие)
<i>Oithona nana</i>	<i>Acartia tonsa</i> (вселенец)	<i>Acartia tonsa</i> (вселенец)
<i>Acartia margalefi</i>	<i>Calanus euxinus</i>	<i>Oithona davisae</i> (вселенец)
<i>Acartia clausi</i> (крупные)	<i>Pseudocalanus elongatus</i>	
<i>Oithona similis</i>		
<i>Calanus euxinus</i>		
<i>Pseudocalanus elongatus</i>		
<i>Centropages ponticus</i>		
<i>Pontella mediterranea</i>		
<i>Paracalanus parvus</i>		

В то же время в период эвтрофикации на шельфе Дуная мелкие копеподы *Acartia clausi* увеличили свой вклад в общую биомассу растительного мезозoopланктона с 6% (1967 г.) до 56% в ранних 1990-х гг., и до 85% в последующие годы. В летние месяцы 1990-х гг. в Севастопольской бухте мелкая *Acartia clausi* составляла до 90% биомассы мезозoopланктона (Kovalev et al., 1998a). В начале 1970-х гг. в Черном море появился вселенец, еще более мелкая, чем малая *Acartia clausi*, *Acartia tonsa* (Gubanova, 2000). Было сделано предположение, что *A. tonsa* заместила аборигенную *P. latisetosa*, более чувствительную к эвтрофикации и загрязнениям (Губанова, 2003).

Таким образом, увеличение роли мелкоразмерного фитопланктона (табл. 6.3), бактериопланктона (рис. 6.6, А), микрзоопланктона (рис. 6.6, Б, В и Г), желетелого макрозоопланктона (рис. 6.4) и одновременное уменьшение растительного мезозoopланктона (табл. 6.4) предполагает, что первичная продукция канализируется при движении к высшим трофическим уровням по пищевой цепи желетелого зоопланктона (рис. 6.5), т.е. пищевой цепи с низкой эффективностью трансформации энергии. Для этого случая в (Sommer et al., 2002) было показано, что отношение продукций рыб и фитопланктона в эвтрофированных (в результате человеческой деятельности) системах должно быть существенно ниже по сравнению с 'апвеллинговыми системами', другими словами, в таких экосистемах продукция рыб становится неэффективной и желетелый зоопланктон замещает рыб.

В период интенсивной эвтрофикации (вторая половина 1980-х гг. вплоть до экологического кризиса конца 1980-х – начала 1990-х гг.) отношение суммарных запасов МПР и биомассы фитопланктона в Черном море как на шельфе, так и в его глубоководной части было в 4–5 раза ниже, чем в доэвтрофикационный период (рис. 6.3). Следовательно, полученные нами низкие значения Q-фактора указывают именно на неэффективность продукции рыб в Черном море в период интенсивной эвтрофикации, подобно другим эвтрофицированным системам (Sommer et al., 2002).

Доминирование пищевой цепи желетелого зоопланктона в Черном море в период интенсивной эвтрофикации подтверждается также модельными результатами (Daskalov, 2002). Экотрофная эффективность фитопланктона (доля первичной продукции, которая утилизируется на следующем трофическом уровне) на Болгарском шельфе уменьшилась в 2,8 раза в 1980-х гг. по сравнению с 1960-ми гг., тогда как поток энергии от фитопланктона к детриту в этот период увеличился в 8,8 раза. Е. Акоглу и др. (Akoglu et al., 2014) также получили, что показатель эффективности передачи энергии ('Transfer Efficiency' index) указывал на увеличение количества ресурса для поддержания второго трофического уровня (растительного мезозоопланктона), но энергия не распространяется по сети дальше, поскольку на третьем трофическом уровне доминируют желетелые организмы. Более того, на повышение роли короткоциркулирующей пищевой цепи, конечным звеном которой являются желетелые организмы, и уменьшение эффективности переноса энергии к высшим трофическим уровням в период эвтрофикации указывает также уменьшение индикаторов 'Finn's Cycling Index' и 'Finn's mean path length' начиная с ранних этапов эвтрофикации (Akoglu et al., 2014).

До недавнего времени существовало два альтернативных объяснения резкому (катастрофическому) сокращению запасов МПР в Черном море в 1989–1992 гг. (рис. 6.1, А): перелов МПР (Daskalov, 2002; Gucu, 2002) и массовое развитие мнемииопсиса (Kideys, 2002; Lebedeva, Shushkina, 1994; Shiganova et al., 2001; Shushkina et al., 1990). Однако в 2014 г. появилась более сбалансированная между двух этих объяснений точка зрения. В работе (Akoglu et al., 2014) с использованием статической "mass-balance" модели и новых экосистемных и экологических индикаторов было показано, что за резкое сокращение запасов МПР, наиболее вероятно, ответственны оба фактора: перелов рыб и массовое развитие мнемииопсиса.

Очень важной причиной явлений 1989–1992 гг. были также изменения структуры пищевой сети в пелагиали, которые произошли после значительного увеличения поступления в Черное море биогенных эле-

ментов азота и фосфора и одновременного уменьшения в морской воде кремния, т.е. изменения, которые произошли в результате антропогенной эвтрофикации и ее эффектов. Мнемииопсис появился в Черном море с балластными водами в начале 1980-х гг. (Ковалев и др., 1994; Малышев, Архипов, 1992; Переладов, 1988). Его массовое развитие пришлось на 1989–1990 гг., когда устойчивость экосистемы к внешним воздействиям была подорвана десятилетиями эвтрофикации – благоприятными для развития пико- и нанофитопланктона, т.е. видов стимулирующих пищевую цепь желетелого зоопланктона.

6.4.3. Пост-эвтрофикационный период

После 1993 г. произошло увеличение запасов МПР и сокращение биомассы фитопланктона (рис. 6.1 и 6.3), что указывает на завершение кризиса. Существовали различные точки зрения о характере этого процесса. Улучшением экологической ситуации в Черном море считалось простое уменьшение содержания биогенных элементов азота и фосфора на шельфе и в глубоководной части моря, начиная приблизительно с середины 1990-х гг. (Cociasu et al., 2008; Konovalov, Murray, 2001; Yunev et al., 2005, 2007). Причинами этого уменьшения назывались: спад в экономиках придунайских и причерноморских стран в конце 1980-х – начале 1990-х гг. (Lemarchand, Le Guidec, 1997; Mee et al., 2005), устойчивое потепление с середины 1990-х гг. (Костяной и др., 2014), ослабление зимнего конвективного перемешивания на шельфе и в глубоководной части моря, а также поверхностной циркуляции в глубоководной части (Yunev et al., 2005). Уменьшение содержания азота и фосфора в морской воде привело соответственно к уменьшению биомассы фитопланктона (Mikaelyan et al., 2013; Petranu et al., 1999; рис. 6.1, Б, В), концентрации хлорофилла *a* (McQuatters-Gollop et al., 2008; рис. 4.1, А, Б) и численности бактериопланктона (Kovalova et al., 2010).

Увеличение запасов МПР после экологического кризиса (рис. 6.1, А) связывали с сокращением биомассы теплолюбивого мнемииопсиса после чрезвычайно холодных зим 1992 и 1993 гг. (двух наиболее холодных зим за столетие), уменьшением кормовой базы во время его интенсивных вспышек численности и появлением *Beroe ovata*, хищника мнемииопсиса (Daskalov et al., 2007; Kideyş, 2002; Kideyş et al., 2005; Mee et al., 2005; Shiganova et al., 2001). Между тем, основываясь на конфигурации пищевой сети (рис. 6.5) и структуре планктонного сообщества в Черном море (рис. 6.7), возможно представить и другое объяснение наблюдаемых изменений в пост-эвтрофикационном периоде (Юнев и др., 2011; Oguz, Velikova, 2010; Velikova, Mihneva, 2005).

времени под воздействием различных антропогенных и природных факторов произошла некоторая реорганизация трофической сети эвтрофикационного периода. Несмотря на реорганизацию и кажущееся улучшение состояния экосистемы, пост-эвтрофикационный период тем не менее остается периодом, когда оппортунистические виды *Noctiluca* и желетелый макрозоопланктон продолжают играть доминирующую роль в пищевой сети в пелагиали. Более того, подавление *Mnemiopsis* с появлением *Beroe* происходит параллельно с увеличением численности медузы *Aurelia* и в результате общая биомасса желетелого зоопланктона сохраняется на высоком уровне (рис. 6.4).

Сохранение в пост-эвтрофикационном периоде доминирующей роли пищевой цепи желетелого зоопланктона подтверждается также тем, что характеристики бактериопланктона и мезозоопланктона изменились незначительно в этот период (Kovalova et al., 2010; Shiganova et al., 2008). Исследования организмов, составляющих высшие трофические уровни, не подтверждают, что изменения в черноморской экосистеме в пост-эвтрофикационном периоде направлены на увеличение роли высокоэнергетической трофической цепи, которой является «классическая» линейная цепь.

С 2008 г., несмотря на устойчивое потепление в регионе (Костяной и др., 2014), умеренную численность мнемииопсиса (Shiganova et al., 2008), запасы и уловы теплолюбивой хамсы в регионе оставались на низком уровне (STECF, 2015; Gucu et al., 2017). Параллельно с уменьшением уловов наблюдалось также ухудшение состояния популяции хамсы (Gucu et al., 2017). В начале 2000-х гг. по сравнению с периодом 1970-х – 1990-х гг. ухудшилось состояние популяции и другой массовой МПР – холодолюбивого шпрота, сократились его размерно-весовые характеристики, обеспеченность пищей в период нагула (Глущенко, 2011; Шляхов, Шляхова, 2011; Зуев, Бондарев, 2013). Отрицательные тренды в физиологическом состоянии популяции шпрота связывают с изменениями количества и качества потребляемой пищи (Глущенко, Сороколит, 2009; Глущенко, 2011; Шляхов, Шляхова, 2011; Юнева и др., 2016).

Взрослый шпрот питается, в первую очередь, крупными холодолюбивыми копеподами, *Calanus euxinus* и *Pseudocalanus elongatus* и затем уже мелкими эвритермными и теплолюбивыми планктонными организмами, такими как *Acartia* spp. и другими *Copepoda*, *Cladocera*, и мeropланктоном (Глущенко, 2011; Глущенко, Чашин, 2008; Avsar, 1994). Изменение в структуре растительного мезозоопланктона (замещение крупных копепод на мелкие) началось еще в ранние 1980-е и продолжилось в ранних 1990-х гг., что нашло отражение в 56–90% увеличении доли мелких копепод в суммарной биомассе зоопланктона, тогда

как доля крупных копепод увеличилась лишь на ~13% (Kovalev et al., 1998a). *Calanus euxinus* и *Pseudocalanus elongatus* преобладали в содержимом желудков шпрота в период эвтрофикации, но их доля существенно уменьшилась, до 5–7%, в ранних 2000-х гг. и они были замещены мелкими эвритермными и теплолюбивыми планктонными организмами (Глущенко, 2011, 2012). Наиболее вероятным объяснением этих изменений может быть общее увеличение доли мелкоразмерных эктотермных морских организмов в ответ на глобальное потепление, полученное для многих водных экосистем (как морских, так и пресноводных) в северном полушарии (Daufresne et al., 2009).

Calanus euxinus имеет существенное энергетическое преимущество перед *Acartia* spp. и другими мелкими планктонными организмами (Юнева и др., 2016). По сравнению с взрослой *Acartia* spp. более зрелые копеподитиды и взрослые стадии *Calanus* в 2–3 раза больше по размеру, имеют в 15–25 раз больше вес организмов и соответственно в 2–3 и 5–10 раз больше калорийность и содержание липидов. Если брать отдельную копеподу, то калорийность и содержание липидов у *Calanus euxinus* соответственно в 30–40 и 50–150 раз выше, чем у *Acartia* spp. Следовательно, шпрот, питающийся мелкими формами зоопланктона, должен поймать большее число жертв, что связано, естественно, с большими энергетическими затратами, и получается, что *Calanus euxinus* является значительно более предпочтительной пищей для шпрота, чем *Acartia* spp. (Юнева и др., 2016).

Таким образом, пост-эвтрофикационный период характеризуется не только продолжением доминирующей роли пищевой цепи желетелого зоопланктона, но и существенным вкладом в уменьшение эффективности трансформации энергии по трофической сети в пелагиали, который был сделан негативными изменениями в «классической» линейной трофической цепи. Невысокие значения Q-фактора в пост-эвтрофикационном периоде свидетельствуют именно о преимущественно низкоэнергетической структуре пищевой сети в пелагиали Черного моря в этот период.

Анализ долговременных изменений структуры пищевой сети в пелагиали и индикаторов эвтрофикации на шельфе и в глубоководной части Черного моря (главы 3 и 4) позволяет представить механизм системных сдвигов в черноморской экосистеме в начале 1990-х гг. Системные сдвиги – это «относительно быстрые изменения между контрастными, стабильными состояниями экосистемы» (deYoung, 2008). Состояние черноморской экосистемы в доэвтрофикационном периоде на протяжении нескольких десятилетий характеризовалось незначительными изменениями биооптических, гидрохимических и биологических параметров (рис. 3.1–3.3 и 4.1–4.3) с преобладанием высоко-

энергетической структуры пищевой сети, что определяло устойчивость экосистемы к внешним воздействиям. Состояние экосистемы в пост-эвтрофикационном периоде (приблизительно с середины 1990-х по ранние 2000-е гг.) характеризовалось также относительной стабильностью, но доминирование низкоэнергетической пищевой сети в этот период делало экосистему неустойчивой к внешним воздействиям.

Ключевым фактором, ответственным за неблагоприятные изменения в доэвтрофикационной экосистеме, на наш взгляд, является изменение именно структуры пищевой сети в пелагиали, которое началось с элиминации популяций дельфинов и крупных хищных рыб в 1960-х – 1970-х гг. и продолжалось в дальнейшем в результате воздействий антропогенной эвтрофикации на пищевую сеть. Изменения гидрометеорологических условий (значительное похолодание в регионе) усилило это воздействие, что привело к существенному увеличению во второй половине 1980-х гг. роли трофической цепи желетелого зоопланктона.

Пусковым механизмом системных сдвигов в начале 1990-х гг., наиболее вероятно, явились необычно высокая вспышка численности хищного желетелого вселенца гребневика мнемииопсиса, конкурента МПР, и катастрофическое падение запасов мелких пелагических рыб. В результате на пике эвтрофикации, длившейся 2 десятилетия, произошли системные сдвиги в черноморской экосистеме. Об этом свидетельствовали статистически значимые синхронные изменения (уже в течение 2–3 лет): на шельфе – концентрации кислорода в поверхностном слое и на горизонте под термоклином (рис. 3.4 и 3.5), в глубоководной части моря – летней концентрации Хл *a* в поверхностном слое и в глубинном максимуме (рис. 4.1, А, Б), среднегодовой концентрации нитратов в их глубинном максимуме (рис. 4.2, А) и летней глубины видимости диска Секки (рис. 4.3).

Chapter 6 describes the role of eutrophication in one of the key environmental problems of the Black Sea ecosystem, namely, in the adverse changes of the pelagic food web. For the purpose, analysis of long-term trends in the Black Sea stocks of small pelagic fish (sprat and anchovy), phytoplankton biomass on the northwestern shelf and in the open sea, as well as analysis of changes in a new indicator (Q-value): the ratio of total stocks of small pelagic fish to total phytoplankton biomass were undertaken. This chapter also provides all available literature data on long-term changes of other than small pelagic fish and phytoplankton components of the Black Sea pelagic food web, and proposes a mechanism for system shifts in the Black Sea pelagic zone, which were observed in the early 1990s and determined its current state.

Заключение к главам 3-6

Анализ долговременных изменений индикаторов эвтрофикации на черноморском шельфе и в глубоководной части моря выявил как совпадения, так и существенные различия в трендах функционально связанных биологических и гидрохимических характеристик в периоды до и после середины 1980-х гг. На этом основании был сделан вывод, что эвтрофикация как на шельфе, так и в глубоководной части моря характеризовалась двумя фазами, совпавшими в обоих районах по времени (1970-е – первая половина 1980-х гг. и вторая половина 1980-х – начало 1990-х гг.), но имеющими разные механизмы.

На шельфе в первой фазе эвтрофикация происходила по наиболее распространенному в прибрежных экосистемах сценарию, для которого характерно увеличение первичной продукции и биомассы фитопланктона в ответ на увеличение поступления азота и фосфора в море с берега, главным образом со стоком рек. При этом в этот период происходило накопление в донных отложениях органического вещества фитопланктонного происхождения. После середины 1980-х гг., когда поступление биогенных веществ с речным стоком стабилизировалось, вторичная эвтрофикация черноморского шельфа происходила уже за счет поступления в эвфотический слой регенерированных биогенных элементов из органического вещества донных отложений, накопленного в первой фазе эвтрофикации. Важную роль в реализации этого процесса играли изменения гидрометеорологических условий в регионе во второй половине 1980-х – начале 1990-х гг. Очень низкие зимние температуры воздуха и воды приводили к интенсивному перемешиванию поверхностных и придонных вод, способствуя поступлению регенерированных биогенных элементов из придонного в эвфотический слой.

В глубоководной части Черного моря в первой фазе эвтрофикации происходило увеличение частоты, интенсивности и пространственной протяженности зимне-ранневесенних цветений диатомового комплекса в период зимней конвекции. Цветения фитопланктона стимулировали увеличенное поступление автохтонного органического углерода в экосистему в ответ на существенный рост концентрации нитратов в глубинном максимуме. В теплое время года (с мая по сентябрь) признаки эвтрофикации (судя по относительно низким концентрациям $\text{Хл } a$) в 1970-х – первой половине 1980-х гг. отсутствовали. Это связано с осо-

бенностями гидрохимической и физической структур глубоководной части моря. Глубокое залегание максимума нитратов, существование протяженного постоянного пикноклина и образование сезонного термоклина являлись неблагоприятными условиями для поступления нитратов в эвфотический слой в теплое время года.

Изменения океанографических характеристик в Черном море как до, так и после середины 1980-х гг. способствовали поступлению «новых» нитратов в эвфотический слой в глубоководной части моря во второй фазе эвтрофикации уже в теплое время года, о чем свидетельствовало значительное увеличение концентрации Хл *a* в поверхностном слое и глубинном максимуме. К таким изменениям океанографических характеристик относятся: подъем постоянного пикноклина и как следствие подъем глубины залегания максимума нитратов, усиление турбулентного перемешивания в слое основного пикноклина, интенсификация циркуляции ОЧТ и адвективных течений, способствовавших интенсификации подъема вод в циклонических образованиях, особенно летом. Одновременно изменения океанографических характеристик способствовали усилению цветений диатомового комплекса в период зимней конвекции, несмотря на прекращение увеличения концентрации нитратов в глубинном максимуме. В результате эвтрофикация в глубоководной части моря во второй фазе происходила в течение всего года и в конце 1980-х – начале 1990-х гг., подобно шельфу, достигла своих максимальных величин.

Результаты исследования многолетних трендов индикаторов эвтрофикации и механизмов явления нашли отражение в оценках годовой первичной продукции для разных районов моря и межгодовых периодов во второй половине XX – начале XXI в. Для оценок годовой первичной продукции были привлечены данные прямых измерений первичной продукции, полученные радиоуглеродным методом, а также более многочисленные данные по концентрациям хлорофилла *a* и азота на шельфе и в глубоководной части моря в различные межгодовые периоды.

В 1960-х – 1970-х гг. (доэвтрофикационный и начальный период эвтрофикации) большинство районов черноморского шельфа были олиготрофными: годовая первичная продукция составляла 64–89 г С·м⁻²·год⁻¹. Мезотрофными (125–127 г С·м⁻²·год⁻¹) в этот период были только районы внутреннего шельфа Румынии и Болгарии (глубины <50 м), находящиеся под непосредственным влиянием вод Дуная. Во второй половине 1980-х – начале 1990-х гг. (период интенсивной эвтрофикации) статус олиготрофных районов шельфа изменился на мезо-

трофный ($138\text{--}190 \text{ г С}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{год}^{-1}$), а районов внутреннего шельфа Румынии и Болгарии – на эвтрофный ($266\text{--}318 \text{ г С}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{год}^{-1}$).

Глубоководная часть Черного моря, подобно большинству районов шельфа, из олиготрофной с ГПП, равной $63 \text{ г С}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{год}^{-1}$ в начальном периоде, в период интенсивной эвтрофикации становится мезотрофной ($135 \text{ г С}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{год}^{-1}$). В целом для Черного моря годовая продукция фитопланктона во время эвтрофикации увеличилась с $68 \text{ г С}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{год}^{-1}$ в 1960–1970 х гг. до $148 \text{ г С}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{год}^{-1}$. В пост-эвтрофикационном периоде (середина 1990-х – начало 2000-х гг.) ГПП на шельфе Черного моря и в его глубоководной части уменьшилась приблизительно на 15–20%, что, однако, не изменило трофический статус бассейна.

Из всех довольно многочисленных последствий воздействия эвтрофикации на морские экосистемы подробно были оценены изменения структуры пищевой сети в черноморской пелагиали. Такой выбор был продиктован тем, что эти изменения являются одной из ключевых экологических проблем черноморской экосистемы. Для оценки долговременных изменений структуры пищевой сети в черноморской пелагиали был использован Q-фактор – отношение суммарных запасов МПР (верхнего звена трофической цепи) и суммарной биомассы фитопланктона (нижнего трофического звена).

Q-фактор существенно различался в различные периоды. Его максимальные значения как на шельфе, так и в глубоководной части моря были получены для доэвтрофикационного периода. Высокое значение Q-фактора свидетельствовало о том, что трансформация первичной продукции в этот период осуществлялась преимущественно посредством высокоэффективной «классической» линейной трофической цепи: диатомовые и крупные флаголлы → растительноядный, рачковый мезозoopланктон → пелагические рыбы.

В период эвтрофикации Q-фактор уменьшился в 4–5 раз как на шельфе, так и в глубоководной части моря. Объяснением этого могут быть изменения, происшедшие в фитопланктонном сообществе вследствие эвтрофикационных эффектов. Возникли неблагоприятные условия для развития диатомовых водорослей, которые постепенно замещались на не содержащие кремний мелкоразмерные виды. Такие изменения в размерной структуре фитопланктона приводили к увеличению роли бактерий и компонентов трофической цепи желетелого зоопланктона: пико- и нанопланктон → микрзоопланктон → желетелый зоопланктон. Желетелые, в отличие от рыб имеют низкую пищевую ценность и высокие скорости дыхания. Следовательно, по мере развития эвтрофикации первичная продукция при продвижении к высшим трофическим уровням все больше канализировалась по пищевой цепи

желетелого зоопланктона, т.е. пищевой цепи с низкой эффективностью трансформации энергии.

Минимальные значения Q-фактора (приблизительно на порядок меньшие, чем в доэвтрофикационном периоде) были получены на пике эвтрофикации для периода экологического кризиса (1989–1992 гг.). В этот период деструктивные изменения пищевой сети черноморской пелагиали достигли своего апогея. Катастрофически сократились запасы МПР и возникли благоприятные условия для акклиматизации в Черном море и необычно интенсивной вспышки численности и биомассы хищного гребневика вселенца мнемииопсиса по всему морю.

Однако к середине 1990-х гг. биомасса фитопланктона на шельфе и в глубоководной части моря уменьшилась в 1,5–2 раза, запасы мелких пелагических рыб увеличились в 2 раза, биомасса мнемииопсиса сократилась до умеренного уровня. При этом Q-фактор после экологического кризиса увеличился в 3 раза. Это могло свидетельствовать о том, что черноморская экосистема вышла из кризиса, в значительной степени благодаря ослаблению интенсивности эвтрофикации. Подобные изменения экосистемных характеристик после экологического кризиса были восприняты многими исследователями как улучшение и даже как восстановление черноморской экосистемы.

Вместе с тем характер изменения индикаторов эвтрофикации на шельфе и в глубоководной части моря: синхронные изменения в течение короткого временного интервала (2–3 лет) в начале 1990-х гг. и квазистационарные изменения в последующие годы вплоть до конца исследованного периода (начала 2000-х гг.), а также сохранение доминирующей роли в трофической сети в пелагиали цепи желетелого зоопланктона указывают на то, что в начале 1990-х гг. в черноморской экосистеме произошли системные сдвиги между ее двумя контрастными состояниями: доэвтрофикационного и пост-эвтрофикационного периодов. Наиболее вероятно, что ключевым фактором, обусловившим системные сдвиги в черноморской экосистеме, являются неблагоприятные изменения структуры пищевой сети в пелагиали в 1960-х – начале 1990-х гг., которые произошли под воздействием антропогенной элиминации популяций дельфинов и крупных хищных рыб, антропогенной эвтрофикации и ее эффектов, перелова мелких пелагических рыб и вспышки численности мнемииопсиса, приведших к значительному уменьшению запасов рыб.

Литература

Алмазов Н.М. Поступление биогенных веществ с реками СССР в Черное море // Научные записки Одесской биологической станции. Т. 3. Киев, 1961. С. 99–107.

Безбородов А.А., Еремеев В.Н. Черное море. Зона взаимодействия аэробных и анаэробных вод. Севастополь: Изд-во МГИ НАН Украины, 1993. 299 с.

Ведерников В.И. Влияние факторов среды на величины ассимиляционного числа в природных популяциях морского фитопланктона // Тр. ИОАН СССР. Т. 105. 1976. С. 106–129.

Ведерников В.И., Демидов А.Б. Первичная продукция и хлорофилл в глубоководных районах Черного моря // Океанология. 1993. Т. 33. С. 229–235.

Ведерников В.И., Демидов А.Б. Вертикальное распределение первичной продукции и хлорофилла в различные сезоны в глубоководных районах Черного моря // Океанология. 1997. Т. 37. С. 414–423.

Ведерников В.И., Сергеева О.М., Коновалов Б.В. Экспериментальное изучение зависимости скорости роста и фотосинтеза фитопланктона Черного моря от условий минерального питания // Экосистемы пелагиали Черного моря / Ред. М.Е. Виноградов. М.: Наука, 1967. С. 140–157.

Виноградов М.Е., Налбандов Ю.Р. Влияние изменения плотности воды на распределение физических, химических и биологических характеристик экосистемы Черного моря // Океанология. 1990. Т. 30. С. 769–777.

Гаркавая Г.П., Богатова Ю.И., Берлинский Н.А. Формирование гидрохимических условий на устьевом взморье Дуная // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа. Севастополь: Изд-во МГИ НАН Украины, 2000. С. 133–141.

Гаркавая Г.П., Богатова Ю.И. Современные источники эвтрофирования северо-западной части Черного моря // Наук. зап. Терноп. держ. пед. універ. Сер. Біол., Спец. вип.: Гідроекологія. 2001. Т. 3. С. 188–189.

Георгиева Л.В. Видовой состав и динамика фитоцены // Планктон Черного моря / Ред. А.В. Ковалев, З.З. Финенко. Киев: Наук. думка, 1993. С. 33–55.

Глуценко Т.И. Питание и оценка рациона черноморского шпрота в 2009–2010 годах // Тр. ЮгНИРО. Т. 49. 2011. С. 34–39.

Глуценко Т.И. Роль гребневика *Mnemiopsis leidyi* в летнем питании черноморского шпрота // Тр. ЮгНИРО. Т. 50. 2012. С. 102–105.

Глуценко Т.И., Сороколит Л.К. Многолетняя динамика питания черноморского шпрота *Sprattus sprattus phalericus* (Risso) // Тр. ЮгНИРО. Т. 47. 2009. С. 94–98.

Глуценко Т.И., Чащин А.К. Особенности питания черноморского шпрота *Sprattus sprattus phalericus* (Risso) (Pisces: Clupeidae) и формирование его нагульных скоплений // Мор. экол. журн. 2008. Т. 7. № 3. С. 5–14.

Губанова А.Д. Долговременные изменения видового состава и численности копепод рода *Acartia* Dana в Севастопольской бухте // Современное состояние биоразнообразия прибрежных вод Крыма (черноморский сектор) / Ред. В.Н. Еремеев, А.В. Гаевская. Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2003. С. 94–103.

Дацко В.Г. Органическое вещество в водах южных морей СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1959. 271 с.

Демидов А.Б. Сезонная изменчивость и оценка годовых величин первичной продукции фитопланктона Черного моря // Океанология. 2008. Т. 48. С. 718–733.

Динамика вод и продуктивность планктона Черного моря / Под ред. В.И. Заца и З.З. Финенко. М., 1988. 432 с.

Заика В.Е. О трофическом статусе пелагических экосистем в разных регионах Черного моря // Мор. экол. журн. 2003. Т. 2. № 1. С. 5–11.

Заика В.Е. Де-эвтрофикация Черного моря и влияние климатических осцилляций // Состояние экосистем шельфовой зоны Черного и Азовского морей в условиях антропогенного воздействия. Краснодар: Изд-во Кубанского гос. ун-та, 2011. С. 88–93.

Зайцев Ю.П., Гаркавая Г.П., Нестерова Д.А., Полищук Л.Н. Дунай – основной источник эвтрофирования Черного моря // Гидробиол. журн. 1989. Т. 25. С. 21–23.

Зуев Г.В., Бондарев В.А. Многолетняя динамика промысла и размерной структуры черноморского шпрота *Sprattus sprattus phalericus* (Risso) в водах Украины (Крымский регион) // Рыб. хоз-во Украины. 2013. № 1. С. 15–23.

Изменчивость гидрофизических полей Черного моря / Под ред. Б.А. Нелепо. Л.: Гидрометеиздат, 1984. 240 с.

Изменчивость экосистемы Черного моря: Естественные и антропогенные факторы / Под ред. М.Е. Виноградова. М.: Наука, 1991. 348 с.

Книпович Н.М. Гидрологические исследования в Черном море // Тр. Азово-Черноморской научно-промысловой экспедиции. М.: ВНИИ Мор. рыбного хоз-ва, 1932. Вып. 10. 272 с.

Книпович Н.М. Гидрология морей и солоноватых вод. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1938. 514 с.

Ковалев А.В., Заика В.Е., Островская Н.А. и др. *Mnemiopsis mccradyi* Mayer, 1900, новый обитатель Черного моря // Гидробиол. журн. 1994. Т. 30. С. 104–107.

Кондратьева Т.М. О суточной продукции фитопланктона в Черном море // Биологические исследования Черного моря и его промысловых ресурсов / Ред. В.А. Водяницкий. М.: Наука, 1968. С. 39–43.

Кондратьева Т.М. Первичная продукция фитопланктона Черного моря // Комплексные исследования Черного моря. Севастополь: Изд-во МГИ АН УССР, 1979. С. 151–161.

Костяной А.Г., Гинзбург А.И., Лебедев С.А. Климатическая изменчивость гидрометеорологических параметров морей России в 1979–2011 годах // Труды ГГО. 2014. Т. 570. С. 50–87.

Малышев В.И., Архипов А.Г. Гребневик *Mnemiopsis leidyi* в западной части Черного моря // Гидробиол. журн. 1992. Т. 28. С. 34–39.

Мамаев О.И., Архипкин В.С., Тужилкин В.С. Т-S анализ вод Черного моря // Океанология. 1994. Т. 34. С. 178–192.

Маньковский В.И., Владимиров В.Д., Афонин Е.И. и др. Многолетняя изменчивость прозрачности воды в Черном море и факторы, обусловившие ее сильное снижение в конце 80-х начале 90-х годов. Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 1996. 32 с. (Препринт/НАНУ).

Маштакова Г.П., Роухияйнен М.И. Сезонная динамика фитопланктона // Основы биологической продуктивности Черного моря / Ред. В.Н. Грезе. Киев: Наук. думка, 1979. С. 85–88.

Микаэлян А.С., Нестерова Д.А., Георгиева Л.В. Зимнее «цветение» *Nitzschia delicatula* в открытых водах Черного моря // Зимнее состояние экосистемы открытой части Черного моря. М.: Изд-во ИО РАН, 1992. С. 58–72.

Основы биологической продуктивности Черного моря / Под ред. В.Н. Грезе. Киев: Наук. думка, 1979. 392 с.

Островская Н.А., Скрябин В.А., Загородняя Ю.А. Микрзоопланктон // Планктон Черного моря / Ред. А.В. Ковалев, З.З. Финенко. Киев: Наук. думка, 1993. С. 165–183.

Парчевская Д.С. Статистика для радиоэкологов. Киев: Наук. думка, 1969. 114 с.

Переладов М. Некоторые наблюдения по изменениям в биоценозах Судакского залива Черного моря // Матер. III Всесоюзной конф. по морской биологии. I. Севастополь. Киев: Наук. думка, 1988. С. 237–238.

Петина Т.С. Трофодинамика копепод в морских планктонных сообществах. Киев: Наук. думка, 1981. 242 с.

Полонский А.Б., Шокурова И.Г. Декадная изменчивость характеристик пикноклина и геострофической циркуляции вод Черного моря в зимний период // Метеорология и гидрология. 2009. Т. 4. С. 75–92.

Практическая экология морских регионов. Черное море / Под ред. В.П. Кеонджана, А.М. Кудрина, Ю.В. Терехина. Киев: Наук. думка, 1990. 252 с.

Северо-западная часть Черного моря: биология и экология / Под ред. Зайцева Ю.П., Александрова Б.Г., Миничевой Г.Г. Киев: Наук. думка, 2006. 701 с.

Современное состояние экосистемы Черного моря / Под ред. М.Е. Виноградова, М.В. Флинта. М.: Наука, 1987. 239 с.

Сорокин Ю.И. Продукция фотосинтеза фитопланктона в Черном море // Докл. Академии наук СССР. 1962. Т. 144. С. 914–917.

Сорокин Ю.И. Продукция фотосинтеза фитопланктона в Черном море // Изв. Академии наук СССР. 1964. Т. 5. С. 749–759.

Сорокин Ю.И. Черное море. М.: Наука, 1982. 217 с.

Структура и продукционные характеристики планктонных сообществ Черного моря / Под ред. М.Е. Виноградова, М.В. Флинта. М.: Наука, 1989. 265 с.

Суслин В.В., Чурилова Т.Я., Сосик Х.М. Региональный алгоритм расчета концентрации хлорофилла *a* в Черном море по спутниковым данным SeaWiFS // Мор. экол. журн. 2009. Т. 7. С. 24–41.

Филиппов Д.М. Циркуляция и структура вод Черного моря. М.: Наука, 1968. 136 с.

Финенко З.З. Первичная продукция в южных морях // Вопросы биоокеанографии / Ред. В.А. Водяницкий. Киев: Наук. думка, 1967. С. 69–74.

Финенко З.З. Продукция фитопланктона // Основы биологической продуктивности Черного моря / Ред. В.Н. Грезе. Киев: Наук. думка, 1979. С. 88–99.

Финенко З.З., Крупаткина Д.К. Первичная продукция в Черном море в зимне-весенний период // Океанология. 1993. Т. 33. С. 94–104.

Финенко З.З., Суслин В.В., Чурилова Т.Я. Региональная модель для расчета первичной продукции Черного моря с использованием данных спутникового сканера цвета SeaWiFS // Мор. экол. журн. 2009. Т. 8. С. 81–106.

Финенко З.З., Чурилова Т.Я., Ли Р.И. Вертикальное распределение хлорофилла и флуоресценции в Черном море // Мор. экол. журн. 2005. Т. 4. С. 15–45.

Халиулин А.Х., Годин Е.А., Ингеров А.В. и др. Банк океанографических данных Морского гидрофизического института: информационные ресурсы для поддержки исследований прибрежной зоны Черного моря // Экологическая безопасность прибрежных и шельфовых зон моря. Севастополь: Изд-во МГИ РАН, 2016. Вып. 1. С. 88–94.

Чурилова Т.Я., Берсенева Г.П., Георгиева Л.В., Брянцева Ю.В. Биооптические характеристики фитопланктона Черного моря в период зимне-весеннего «цветения» // Мор. гидрофиз. журн. 2001. № 5. С. 28–40.

Шляхов В.А., Шляхова О.В. Динамика структуры траловых уловов шпрота на украинском шельфе Черного моря и воздействие на нее природных факторов и рыболовства // Тр. ЮгНИРО. 2011. Т. 49. С. 12–33.

Шульман Г.Е., Урденко С.Ю. Продуктивность рыб Черного моря. Киев: Наук. думка, 1989. 188 с.

Экосистема Черного моря / Под ред. М.Е. Виноградова, В.В. Сапожникова, Э.А. Шушкиной. М.: Наука, 1992. 112 с.

Экосистемы пелагиали Черного моря / Под ред. М.Е. Виноградова. М.: Наука, 1980. 248 с.

Юнев О.А. Пространственное распределение хлорофилла “а” и феофитина “а” в западной части Черного моря в зимний период // Океанология. 1989. Т. 29. С. 480–485.

Юнев О.А. Эвтрофикация глубоководной части Черного моря: многолетние изменения годовой первичной продукции фитопланктона // Системы контроля окружающей среды. Средства, информационные технологии и мониторинг. Севастополь: Изд-во МГИ НАН Украины, 2009. С. 383–389.

Юнев О.А. Антропогенная эвтрофикация и ее влияние на состояние экосистемы пелагиали Черного моря // Устойчивость и эволюция океанологических характеристик экосистемы Черного моря / Ред. В.Н. Еремеев, С.К. Коновалов. Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2012. С. 300–330.

Юнев О.А., Шульман Г.Е., Юнева Т.В. Отношение запасов мелких пелагических рыб к биомассе фитопланктона как индикатор состояния экосистемы пелагиали Черного моря во второй половине XX – начале XXI столетия // Промысловые биоресурсы Черного и Азовского морей / Ред. В.Н. Еремеев, А.В. Гаевская, Г.Е. Шульман, Ю.А. Загородняя. Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2011. С. 237–249.

Юнев О.А., Шульман Г.Е., Юнева Т.В., Мончева С. Отношение запасов мелких пелагических рыб и биомассы фитопланктона как индикатор состояния экосистемы пелагиали Черного моря // Докл. Академии Наук. 2009. Т. 428. С. 426–429.

Юнева Т.В., Забелинский С.А., Дацык Н.А. и др. Влияние качественного состава пищи на содержание липидов и незаменимых жирных кислот в теле черноморского шпрота *Sprattus sprattus phalericus* (Clupeidae) // Вопр. ихтиологии. 2016. Т. 56. С. 304–313.

Akoglu E., Salihoglu B., Libralato S. et al. An indicator-based evaluation of Black Sea food web dynamics during 1960–2000 // J. Mar. Syst. 2014. V. 134. P. 113–125.

Allen J.R., Slinn D.J., Shammon T.M. et al. Evidence for eutrophication of the Irish Sea over four decades // Limnol. Oceanogr. 1998. V. 43. P. 1970–1974.

Alpine A.E., Cloern J.E. Trophic interactions and direct physical effects control phytoplankton biomass and production in an estuary // Limnol. Oceanogr. 1992. V. 37. P. 946–955.

Andersen J.H., Schleiter L., Ærtebjerg G. Coastal eutrophication: recent developments in definitions and implications for monitoring strategies // J. Plank. Res. 2006. V. 28. P. 621–628.

Anderson D.M., Glibert P.M., Burkholder J.M. Harmful algal blooms and eutrophication: nutrient sources, composition, and consequences // Estuaries. 2002. V. 25. P. 704–726.

Anderson N.J., Jeppesen E., Soendergaard M. Ecological effects on reduced nutrient loading (oligotrophication) on lakes: an introduction // Freshwater Biology. 2005. V. 50. P. 1589–1593.

Aubrey D., Moncheva S., Demirov E. et al. Environmental changes in the western Black Sea related to anthropogenic and natural conditions // J. Mar. Syst. 1996. V. 7. P. 411–425.

Avsar D. Stomach contents of sprat *Sprattus sprattus phalericus* Risso in Turkish Black Sea coast // Turk. J. Zool. 1994. V. 18. P. 69–76.

Bakker C., Herman P.M.J., Vink M. A new trend in the development of the phytoplankton in the Oosterschelde (SW Netherlands) during and after the construction of a storm-surge barrier // *Hydrobiologia*. 1994. V. 282/283. P. 79–100.

Beaugrand G., Conversi A., Chiba S. et al. Synchronous marine pelagic regime shifts in the Northern Hemisphere // *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B: Biol. Sci.* 2015. V. 370(1659). doi: 10.1098/rstb.2013.0272

Becquevort S., Bouvier T., Lancelot C. et al. The seasonal modulation of organic matter utilization by bacteria in the Danube-Black Sea mixing zone // *Estuar. Coas. Shelf Sci.* 2002. V. 54. P. 337–354.

Bellwood D.R., Hughes T.P., Folke C., Nyström M. Confronting the coral reef crisis // *Nature*. 2004. V. 429. P. 827–833.

Belokopitov V. Long-term variability of Cold Intermediate Layer renewal conditions in the Black Sea // *Ecosystem modeling as a management tool for the Black Sea*. V. 2 / Eds. L. Ivanov, T. Oguz. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 1998. P. 47–52.

Berdnikov S.V., Selyutin V.V., Vasilchenko V.V., Caddy J.F. Trophodynamic model of the Black and Azov Sea pelagic ecosystem: consequences of the comb jelly, *Mnemiopsis leidyi*, invasion // *Fish. Res.* 1999. V. 42. P. 261–289.

Berthelot B., Deschamps P.-Y. Evaluation of bio-optical algorithms to remotely sense marine primary production from space // *J. Geophys. Res.* 1994. V. 99. P. 7979–7989.

Beukema J.J. Changes in composition of bottom fauna of a tidal-flat area during a period of eutrophication // *Mar. Biol.* 1991. V. 111. P. 293–301.

Black Sea Commission / Strategic Action Plan for the Rehabilitation and Protection of the Black Sea. 1996. Downloadable at: http://www.blacksea-commission.org/_convention-fulltext.asp

Black Sea Commission / State of the Environment of the Black Sea (2001–2006/7). Istanbul: Black Sea Commission Publ., 2008. 419 p.

Black Sea Data Base / Supplied with Ocean Base 3.07 DBMS/NATO SfP-971818 OD-BMS Black Sea Project. July 15, 2003. Downloadable at: CD for Windows NT, 98, 2000, Me, XP.

Bodeanu N. Algal blooms and development of main phytoplankton species at the Romanian Black Sea littoral under eutrophication conditions // *Cercetari marine. IRCM Constanta*. 1989. V. 22. P. 107–125.

Bodeanu N. Microalgal blooms in the Romanian area of the Black Sea and contemporary eutrophication conditions / *Toxic Phytoplankton Blooms in the Sea* / Eds. T.J. Smayda, Y. Shimizu. Amsterdam: Elsevier, 1993. P. 203–209.

Bodeanu N., Moncheva S., Ruta G., Popa L. Long-term evolution of the algal blooms in Romanian and Bulgarian Black Sea waters // *Cercetari marine. IRCM Constanta*. 1998. V. 31. P. 37–55.

Bologa A.S. The phytoplanktonic assimilatory pigments along the Romanian coast of the Black Sea during 1976 // *Cercetari marine. IRCM Constanta*. 1977. V. 10. P. 95–107.

Bonsdorff E., Blomqvist E.M., Mattila J., Norkko A. Long-term changes and coastal eutrophication. Examples from the Aland Islands and the Archipelago Sea, northern Baltic // *Oceanol. Acta*. 1997a. V. 20. P. 319–329.

Bonsdorff E., Blomqvist E.M., Mattila J., Norkko A. Coastal eutrophication: causes, consequences and perspectives in the Archipelago areas of the northern Baltic Sea // *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 1997b. V. 44 (Suppl A). P. 63–72.

Borum J. Shallow waters and land/sea boundaries // *Eutrophication in Coastal Marine Ecosystems* / Eds. B.B. Jørgensen, K. Richardson. Washington, D.C.: American Geophysical Union, 1996. P. 179–203.

Boynton W.R., Garber J.H., Summers R., Kemp W.M. Inputs, transformations, and transport of nitrogen and phosphorus in Chesapeake Bay and selected tributaries // *Estuaries*. 1995. V. 18. P. 285–314.

Breitburg D., Seitzinger S., Sanders J. The effects of multiple stressors on freshwater and marine ecosystems // *Limnol. Oceanogr.* 1999a. V. 44. P. 739–972.

Breitburg D.L., Sanders J.G., Gilmour C.G. et al. Variability in responses to nutrients and trace elements, and transmission of stressor effects through an estuarine food web // *Limnol. Oceanogr.* 1999b. V. 44. P. 837–863.

Brzezinski M.A. The Si:C: N ratio of marine diatoms: interspecific variability and the effect of some environmental variables // *J. Phycol.* 1985. V. 21. P. 347–357.

Buskey E.J., Stockwell D.A. Effects of a persistent 'brown tide' on zooplankton populations in the Laguna Madre of south Texas // *Toxic phytoplankton blooms in the sea* / Eds. T.J. Smayda, Y. Shimizu. Amsterdam: Elsevier, 1993. P. 659–666.

Cadee G.C. Phytoplankton variability in the Marsdiep, the Netherlands // *ICES Mar. Sci. Symp.* 1992. V. 195. P. 213–222.

Capet A., Beckers J.-M., Grégoire M. Drivers, mechanisms and long-term variability of seasonal hypoxia on the Black Sea northwestern shelf – is there any recovery after eutrophication? // *Biogeosciences*. 2013. V. 10. P. 3943–3962.

Carstensen J., Conley D., Andersen J., Ærtebjerg G. Coastal eutrophication and trend reversal: a Danish case study // *Limnol. Oceanogr.* 2006. V. 51. P. 398–408.

Chauvaud L. La coquille Saint-Jacques en rade de Brest: un modele biologique d'etude des reponses de la faune benthique aux fluctuations de l'environnement. PhD thesis. Brest: Universite de Bretagne Occidentale, 1998. 85 p.

Chauvaud L., Jean F., Raguenneau O., Thouzeau G. Long-term variation of the Bay of Brest ecosystem: benthic-pelagic coupling revisited // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 2000. V. 200. P. 35–48.

Cloern J.E. Does the benthos control phytoplankton biomass in South San Francisco Bay (USA)? // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1982. V. 9. P. 191–202.

Cloern J.E. Our evolving conceptual model of the coastal eutrophication problem // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 2001. V. 210. P. 223–253.

Cociasu A., Diaconu V., Popa L. et al. The nutrient stock of the Romanian shelf of the Black Sea during the last three decades // *Sensitivity to Change: Black Sea, Baltic Sea and North Sea* / Eds. E.Ozsoy, A.Mikaelyan. Dordrecht: Kluwer Academic Publ., 1997. P. 49–63.

Cociasu A., Dorogan L., Humborg C., Popa L. Long-term ecological changes in Romanian coastal waters of the Black Sea // *Mar. Pollut. Bull.* 1996. V. 32. P. 32–38.

Cociasu A., Popa L. Significant changes in Danube nutrient loads and their impact on the Romanian Black Sea coastal waters // *Cercet. Mar. IRCM Constanta*. 2004. V. 35. P. 25–37.

Cociasu A., Lazar L., Vasiliu D. New tendency in nutrient evolution from Romanian coastal waters // *Cercet. Mar. IRCM Constanta*. 2008. V. 38. P. 7–23.

Codispoti L.A., Friederich G.E., Murray J.W., Sakamoto C.M. Chemical variability in the Black Sea: implications of continuous vertical profiles that penetrated the oxic/anoxic interface // *Deep-Sea Res. Part A*. 1991. V. 38. P. 691–710.

Cohen A.N., Carlton J.T. Nonindigenous aquatic species in a United States estuary: a case study of the biological invasions of the San Francisco Bay and Delta // *A report for the US Fish and Wildlife Service and National Sea Grant College Program, Connecticut Sea Grant*. Springfield, V.A.: US Department of Commerce, National Technical Information Service, 1995.

Cokacar T., Ozsoy E. Comparative analyses and modelling for regional ecosystems of the Black Sea // *Ecosystem modeling as a management tool for the Black Sea*. V. 2 / Eds. L. Ivanov, T. Oguz. Dordrecht: Kluwer Academic Publ., 1998. P. 323–357.

Conley D.J., Josefson A.B. Hypoxia, nutrient management and restoration in Danish waters // *Coastal Hypoxia: Consequences for Living Resources and Ecosystems*. Washington, D.C.: American Geophysical Union, 2001. P. 425–434.

Conley D.J., Schelske C.L., Stoermer E.F. Modification of the biogeochemical cycle of silica with eutrophication // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1993. V. 101. P. 179–192.

Cooper S.K. Chesapeake Bay watershed historical land use: impact on water quality and diatom communities // *Ecol. Appl.* 1995. V. 5. P. 703–723.

Cornwell J.C., Conley D.J., Owens M., Stevenson J.C. A sediment chronology of the eutrophication of Chesapeake Bay // *Estuaries*. 1996. V. 19. P. 488–499.

Daskalov G. Using abundance indices and fishing effort data to tune catch-at-age analyses of sprat *Sprattus sprattus*, whiting *Merlangius merlangus* and spiny dogfish *Squalus acanthias* in the Black Sea // *Cah. Opt. Mediterr.* 1998. V. 35. P. 215–228.

Daskalov G. Relating fish recruitment to stock biomass and physical environment in the Black Sea using generalized additive models // *Fish. Res.* 1999. V. 41. P. 1–23.

Daskalov G.M. Overfishing drives a trophic cascade in the Black Sea // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 2002. V. 225. P. 53–63.

Daskalov G.M. Long-term changes in fish abundance and environmental indices in the Black Sea // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 2003. V. 255. P. 259–270.

Daskalov G.M., Grishin A.N., Rodianov S., Mihneva V. Trophic cascades triggered by overfishing reveal possible mechanisms of ecosystem regime shifts // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 2007. V. 104. P. 10518–10523.

Daufresne M., Lengfellner K., Sommer U. Global warming benefits the small in aquatic ecosystems // *PNAS*. 2009. V. 106. № 31. P. 12788–12793.

de Jonge V.N. Response of the Dutch Wadden Sea ecosystem to phosphorus discharges from the Rhine River // *Hydrobiologia*. 1990. V. 195. P. 49–62.

de Jonge V.N., Boynton W., D'Elia C.F. et al. Responses to developments in eutrophication in four different North Atlantic estuarine systems // *Changes in fluxes to estuaries: implications from science to management* / Eds. K.R. Dyer, R.J. Orth. Fredensborg, Denmark: Olsen and Olsen, 1994. P. 179–196.

D'Elia C.F., Sanders J.G., Boynton W.R. Nutrient enrichment studies in a coastal plain estuary: phytoplankton growth in large-scale, continuous cultures // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1986. V. 43. P. 397–406.

Deuser W.G. Organic-carbon budget of the Black Sea // *Deep-Sea Res.* 1971. V. 18. P. 995–1004.

DeYoung B., Barange M., Beaugrand G. et al. Regime shifts in marine ecosystems: detection, prediction and management // *Trends Ecol. Evol.* 2008. V. 23. P. 402–409.

Dortch Q., Whitledge T.E. Does nitrogen or silicon limit phytoplankton production in the Mississippi river plume and nearby regions? // *Cont. Shelf Res.* 1992. V. 12. P. 1293–1309.

Duarte C. Submerged aquatic vegetation in relation to different nutrient regimes // *Ophelia*. 1995. V. 41. P. 87–112.

Dunton K.H. Photosynthetic production and biomass of the subtropical seagrass *Halodule wrightii* along an estuarine gradient // *Estuaries*. 1996. V. 19. P. 436–447.

Dynesius M., Nilsson C. Fragmentation and flow regulation of river systems in the northern third of the world // *Science*. 1994. V. 266. P. 753–761.

Ecosystem Modeling as a Management Tool for the Black Sea / Eds. L. Ivanov, T. Oguz. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 1998. 774 p.

Elmgren R. Trophic dynamics in the enclosed, brackish Baltic Sea // *Rapports et Procès-verbaux des Réunions, Conseil international pour l'Exploration de la Mer.* 1984. V. 183. P. 152–169.

Elmgren R. Man's impact on the ecosystem of the Baltic Sea: energy flows today and at the turn of the century // *Ambio.* 1989. V. 18. P. 326–332.

Environmental Degradation of the Black Sea: Challenges and Remedies / Eds. S.T. Beşiktepe, U. Ünlüata, A.S. Bologa. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 1999. 393 p.

Eppley R.W., Steward E., Abbott M.R., Heyman U. Estimating ocean primary production from satellite chlorophyll: Introduction to regional differences and statistics for the Southern California Bight // *J. Plankton Res.* 1985. V. 7. P. 57–70.

Eutrophication in Coastal Marine Ecosystems / Eds. B.B. Jørgensen, K. Richardson. Washington, D.C.: American Geophysical Union, 1996. 273 p.

Eutrophication in Europe's Coastal Waters / European Environment Agency. Topic Report 7/2001. Copenhagen: European Environment Agency, 2001. 86 p.

Falkowski P.G., Wilson C. Phytoplankton productivity in the North Pacific Ocean since 1900 and implications for adsorption of anthropogenic CO₂ // *Nature.* 1992. V. 358. P. 741–743.

FAO / Fishery statistics. Capture Production 1950–2001. Release date: June 2001. Downloadable at: <http://www.fao.org>

Folke C., Carpenter S., Elmqvist T. et al. Resilience and sustainable development: building adaptive capacity in a World of transformations // *Ambio.* 2002. V. 31. P. 437–440.

Fowler S.W. Critical review of selected heavy metal and chlorinated hydrocarbon concentrations in the marine environment // *Mar. Environ. Res.* 1990. V. 29. P. 1–64.

Friedrich J., Dinkel C., Friedl G. et al. Benthic nutrient cycling and diagenetic pathways in the north-western Black Sea // *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 2002. V. 54. P. 369–383.

Funen County Council. Eutrophication of coastal waters // Coastal water quality management in the County of Funen, Denmark, 1976–1990. Odense: Funen County Council, Department of Technology and Environment, 1991.

GEBCO / The GEBCO Digital Atlas UNESCO – BODC (British Oceanographic Data Centre): International Hydrographic Organisation (IHO) and Intergovernmental Oceanographic Commission (IOC), 2003. <http://www.bodc.ac.uk/cgi-bin/framer%3Fhttp%3A//www.bodc.ac.uk/projects/gebco/>

GEF-UNDP. Trends in Nutrient Loads from the Danube River and Trophic Status of the Black Sea / Joint Report of the GEF-UNDP Black Sea Ecosystem Recovery Project and the GEF-UNDP Danube Regional Project. Istanbul, Turkey, 2006. 26 p.

Genin A., Lazar B., Brenner S. Vertical mixing and coral death in the Red Sea following the eruption of Mount Pinatubo // *Nature.* 1995. V. 377. P. 507–510.

Gilbert F., Souchu P., Brianchi M., Bonin P. Influence of shellfish farming activities on nitrification, nitrate reduction to ammonium and denitrification at the water-sediment interface of the Thau lagoon, France // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1997. V. 151. P. 143–153.

Gomoiu M.T. Marine eutrophication syndrome in the northwestern part of the Black Sea // *Marine Coastal Eutrophication.* Amsterdam: Elsevier, 1992. P. 683–692.

Gray J.S. Eutrophication in the sea // *Marine eutrophication and population dynamics.* Proc. 25th Eur. Mar. Biol. Symp. / Eds. G. Colombo, I. Ferrari, V.U. Ceccherelli, R. Rossi. Fredensborg: Olsen and Olsen, 1992. P. 3–15.

Greening H., Janicki A. Toward reversal of eutrophic conditions in a subtropical estuary: water quality and seagrass response to nitrogen loading reductions in Tampa Bay, Florida, USA // *Environmental Management.* 2006. V. 38. P. 163–178.

- Greve W., Parsons T.R.* Photosynthesis and fish production: hypothetical effects of climatic change and pollution // *Helg. Wissen. Meeresunter.* 1977. V. 30. P. 666–672.
- Gubanova A., Altukhov D., Stefanova K.* et al. Species composition of the Black Sea marine planktonic copepods // *J. Mar. Syst.* 2014. V. 135. P. 44–52.
- Gubanova A.D.* Occurrence of *Acartia tonsa* Dana in the Black Sea. Was it introduced from the Mediterranean? // *Mediterr. Mar. Sci.* 2000. V. 1. P. 105–109.
- Gucu A.C.* Can overfishing be responsible for the successful establishment of *Mnemiopsis leidyi* in the Black Sea? // *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 2002. V. 54. P. 439–451.
- Gucu A.C., Genc A., Dagtekin M.* et al. On the Black Sea anchovy and its fishery // *Rev. Fish. Sci. Aquac.* 2017. <http://dx.doi.org/10.1080/23308249.2016.1276152>
- Gustafsson B.G., Schenk F., Blenckner T.* et al. Reconstructing the development of Baltic Sea eutrophication 1850–2006 // *Ambio.* 2012. V. 41. P. 534–548.
- Hagerman L., Josefson A.B., Jensen J.N.* Benthic macrofauna and demersal fish // *Eutrophication in coastal marine ecosystems* / Eds. B.B. Jørgensen, K. Richardson. Washington, D.C.: American Geophysical Union, 1996. P. 155–178.
- Halpert M.S., Ropelewski C.F., Karl T.R.* et al. 1992 brings return to moderate global temperature // *EOS Trans. Am. Geophys. Un.* 1993. V. 74. P. 436–439.
- Hama J., Handa N.* Variability of the biomass, chemical composition and productivity of phytoplankton in Kinuura Bay, Japan during the rainy season // *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 1994. V. 39. P. 497–509.
- Hansson S., Rudstam L.G.* Eutrophication and Baltic fish communities // *Ambio.* 1990. V. 19. P. 123–125.
- Harding Jr. L.W., Mallonee M.E., Perry E.S.* Toward a predictive understanding of primary productivity in temperate, partially stratified estuary // *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 2002. V. 55. P. 437–463.
- Harding L.W.Jr., Perry E.S.* Long-term increase of phytoplankton biomass in Chesapeake Bay, 1950–94 // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1997. V. 157. P. 39–52.
- Hare S.R., Mantua N.J.* Empirical evidence for North Pacific regime shifts in 1977 and 1989 // *Prog. Oceanogr.* 2000. V. 47. P. 103–145.
- Hatcher A., Grant J., Schofield B.* Effect of suspended mussel culture (*Mytilus* spp.) on sedimentation, benthic respiration and sediment nutrient dynamics in a coastal bay // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1994. V. 115. P. 219–235.
- Herman P.M.J., Hemminga M.A., Nienhuis P.H.* et al. Wax and wane of eelgrass *Zostera marina* and water column silica levels // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1996. V. 144. P. 303–307.
- Honjo T.* Overview on bloom dynamics and physiological ecology of *Heterosigma akashiwo* // *Toxic Phytoplankton Blooms in the Sea* / Eds. T.J. Smayda, Y. Shimizu. Amsterdam: Elsevier, 1993. P. 33–41.
- Horstman D.A.* Reported red-water outbreaks and their effects on fauna of the west and south coasts of South Africa, 1959–1980. *Fish Bull. S. Afr.* 1981. V. 15. P. 71–88.
- Howarth R.W.* Nutrient limitation of net primary production in marine ecosystems // *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 1988. V. 19. P. 89–110.
- Humborg C., Conley D.J., Rahm L.* et al. Silicon retention in river basins: far-reaching effects on biogeochemistry and aquatic food webs in coastal marine environments // *Ambio.* 2000. V. 29. P. 45–50.
- Humborg C., Ittekkot V., Cociasu A., v. Bodungen B.* Effect of Danube River dam on Black Sea biogeochemistry and ecosystem structure // *Nature.* 1997. V. 386. P. 385–388.
- Ivanov L., Konovalov S., Melnikov V.* et al. Physical, chemical and biological data sets of the TU Black Sea Data Base: description and evaluation // *Ecosystem Modeling as a*

Management Tool for the Black Sea. V. 1 / Eds. L. Ivanov, T. Oguz. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers. 1998. P. 11–38.

Iverson R.L., Esaias W.E., Turpie K. Ocean annual phytoplankton carbon and new production, and annual export production estimated with empirical equations and CZCS data // Glob. Change Biol. 2000. V. 6. P. 57–72.

Jeppesen E., Soendergaard M., Jensen J. et al. Lake responses to reduced nutrient loading—An analysis of contemporary long-term data from 35 case studies // Freshwater Biology. 2005. V. 50. P. 1747–1771.

Jørgensen B.B. Material flux in the sediment // Eutrophication in coastal marine ecosystems / Eds. B.B. Jørgensen, K. Richardson. Washington, D.C.: American Geophysical Union, 1996. P. 115–135.

Josefson A.B., Rasmussen B. Nutrient retention by benthic macrofaunal biomass of Danish estuaries: importance of nutrient load and residence time // Estuar. Coast. Shelf Sci. 2000. V. 50. P. 205–216.

Justić D., Legović T., Rottini-Sandrini L. Trends in oxygen content 1911–1984 and occurrence of benthic mortality in the northern Adriatic Sea // Estuar. Coast. Shelf Sci. 1987. V. 25. P. 435–445.

Kaas H. Danske fjorde status over miljøtilstand, årsagssammenhænge og udvikling. Faglig rapport fra DMU, nr. 179. Roskilde: Miljø- og Energiministeriet, Danmarks Miljøundersøgelser, 1996.

Karl D.M., Knauer G.A. Microbial production and particle flux in the upper 350 m of the Black Sea // Deep-Sea Res. 1991. V. 38 (2a). P. 921–942.

Kautsky N., Kautsky H., Kautsky U., Waern M. Decreased depth penetration of *Fucus vesiculosus* (L.) since the 1940's indicates eutrophication of the Baltic Sea // Mar. Ecol. Prog. Ser. 1986. V. 28. P. 1–8.

Kideys A.E. Fall and rise of the Black Sea ecosystem // Science. 2002. V. 297. P. 1482–1484.

Kideys A.E., Roohi A., Bagheri S. et al. Impacts of invasive Ctenophores on the fisheries of the Black Sea and Caspian Sea // Oceanogr. 2005. V. 18. P. 76–85.

Knowler D. Estimation of a stock-recruitment relationship for Black Sea anchovy (*Engraulis encrasicolus*) under the influence of nutrient enrichment and the invasive comb-jelly, *Mnemiopsis leidyi* // Fish. Res. 2007. V. 84. P. 275–281.

Konovalov S.K., Ivanov L.I., Murray J.W., Ereemeeva L.V. Eutrophication: a plausible cause for changes in hydrochemical structure of the Black Sea anoxic layer // Environmental degradation of the Black Sea: challenges and remedies / Eds. S.T. Beşiktepe, U. Ünlüata, A.S. Bologa. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 1999. P. 61–74.

Konovalov S.K., Ivanov L.I., Samodurov A.S. Oxygen, nitrogen and sulfide fluxes in the Black Sea // Medit. Mar. Sci. 2000. V. 1/2. P. 41–59.

Konovalov S.K., Murray J.W. Variations in the chemistry of the Black Sea on a time scale of decades (1965–1995) // J. Mar. Syst. 2001. V. 31. P. 217–243.

Konovalov S.K., Tugrul S., Basturk O., Salihoglu I. Spatial isopycnal analysis of the main pycnocline chemistry of the Black Sea: seasonal and interannual variations // Sensitivity to change: Black Sea, Baltic Sea and North Sea / Eds. E. Özsoy, A. Mikaelyan. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 1997. P. 197–210.

Kopelevich O.V., Sheberstov S.V., Yunev O. et al. Surface chlorophyll in the Black Sea over 1978–1986 derived from satellite and in situ data // J. Mar. Syst. 2002. V. 36. P. 145–160.

Kovalev A.V., Gubanov A.D., Kideys A.E. et al. Long-term changes in the biomass and composition of the fodder zooplankton in coastal regions of the Black Sea during the period

1957-1996 // Ecosystem Modeling as a Management Tool for the Black Sea / Eds. L. Ivanov, T. Oguz. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 1998a. P. 209–219.

Kovalev A.V., Niermann U., Melnikov V.V. et al. Long-term changes in the Black Sea zooplankton: the role of natural and anthropogenic factors // Ecosystem Modeling as a Management Tool for the Black Sea / Eds. L. Ivanov, T. Oguz. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 1998b. P. 221–234.

Kovalova N., Medinets S., Konareva O., Medinets V. Long-term changes of bacterioplankton and chlorophyll *a* as indicators of changes of northwestern part of the Black Sea ecosystem during the last 30 years // J. Environ. Prot. Ecol. 2010. V. 11. P. 191–198.

Kristiansen S., Hoell E.E. The importance of silicon for marine production // Hydrobiologia. 2002. V. 484. P. 21–23.

Kuwabara J.S., Chang C.C.Y., Cloern J.E. et al. Trace metal associations in the water-column of South San Francisco Bay, California // Estuar Coast Shelf Sci. 1989. V. 28. P. 307–325.

Lam C.W.Y., Ho K.C. Red tides in Tolo Harbour, Hong Kong // Red tides: biology, environmental science and toxicology / Eds. T. Okaichi, D.M. Anderson, T. Nemoto. New York: Elsevier, 1989. P. 49–52.

Larsson U., Elmgren R., Wulff F. Eutrophication and the Baltic Sea: Causes and Consequences // Ambio. 1985. V. 14. P. 9–14.

Le Pape O., Del Amo Y., Menesguen A. et al. Resistance of a coastal ecosystem to increasing eutrophic conditions: the Bay of Brest (France), a semi-enclosed zone of Western Europe // Cont. Shelf Res. 1996. V. 16. P. 1885–1907.

Lebedeva L.P., Shushkina E.A. Modeling the effect of Mnemiopsis on the Black Sea plankton community // Oceanology. 1994. V. 34. P. 72–80.

Lein A.Yu., Ivanov M.V. On the sulfur and carbon balances in the Black Sea // Black Sea Oceanography / Eds. E. Izdar, J.W. Murray. Dordrecht: Kluwer Academic Publishing, 1991. P. 307–318.

Lemarchand Ph., Le Guidec K. L'Europe Mediane. Cartes et Outils // Clefs Contours, Géographie régionale. Atlante, 1997. 144 p.

Leppakoski E., Mihnea P.E. Enclosed seas under man-induced change: a comparison between the Baltic and Black Seas // Ambio. 1996. V. 25. P. 380–389.

Lewis M.R., Cullen J.J., Platt T. Phytoplankton and thermal structure in the upper oceans: consequences of nonuniformity in chlorophyll profile // J. Geophys. Res. 1983. V. 88. P. 2565–2570.

Llope M., Daskalov G.M., Rouyer T.A. et al. Overfishing of top predators eroded the resilience of the Black Sea system regardless of the climate and anthropogenic conditions // Glob. Change Biol. 2011. V. 17. P. 1251–1265.

Lucas L., Cloern J.E., Koseff J.R. et al. Does the Sverdrup critical depth model explain bloom dynamics in estuaries? // J. Mar. Res. 1998. V. 56. P. 1–41.

Lucas L.V., Koseff J.R., Cloern J.E. et al. Processes governing phytoplankton blooms in estuaries. I. The local production-loss balance // Mar. Ecol. Prog. Ser. 1999a. V. 187. P. 1–15.

Lucas L.V., Koseff J.R., Cloern J.E. et al. Processes governing phytoplankton blooms in estuaries. II. The role of transport in global dynamics // Mar. Ecol. Prog. Ser. 1999b. V. 187. P. 17–30.

Luoma S.N. Trace metal associations in the water column of South San Francisco Bay, California // Estuar. Coast. Shelf Sci. 1989. V. 28. P. 307–325.

Luoma S.N., van Geen A., Lee B.G., Cloern J.E. Metal uptake by phytoplankton during a bloom in South San Francisco Bay: implications for metal cycling in estuaries // Limnol. Oceanogr. 1998. V. 43. P. 1007–1016.

Maillard C., Suvorov A.M., Oliounine I., Khaliulin A. MEDAR/MEDATLAS 2001: A New Mediterranean and Black Sea Oceanographic Database and a Data Management Network // Proc. EU/IOC MEDAR/MEDATLAS II Final Workshop, IOC Workshop Report. No. 182. Paris: UNESCO, 2002. P. 4–9.

Malone T.C., Conley D.J., Fisher T.K. et al. Scales of nutrient-limited phytoplankton productivity in Cheseapeake Bay // *Estuaries*. 1996. V. 19. P. 371–385.

Mantyla A.W., Venrick E.L., Hayward T.L. Primary production and chlorophyll relationship, derived from ten years of CalCOFI measurements // *CalCOFI Report* 36. 1995. P. 159–166.

Margalef R. Red tides and ciguatera as successful ways in the evolution and survival of an admirable old phylum // *Harmful algae* / Eds. B. Reguera, J. Blanco, M.L. Fernandez, T. Wyatt. Xunta de Galicia Intergovernmental Oceanographic Commission of UNESCO, 1998. P. 3–7.

McComb A.J., Atkins R.P., Birch P.B. et al. Eutrophication in the Peel-Harvey estuarine system, western Australia // *Estuaries and nutrients* / Eds. B.J. Neilson, L.E. Cronin. Clifton, NJ: Humana Press, 1981. P. 323–342.

McQuatters-Gollop A., Mee L.D., Raitsos D.E., Shapiro G.I. Non-linearities, regime shifts and recovery: the recent influence of climate on Black Sea chlorophyll // *J. Mar. Syst.* 2008. V. 74. P. 649–658.

Mee L. The Black Sea in crisis: call for concerned international action // *Ambio*. 1992. V. 21. P. 278–286.

Mee L.D., Friedrich J., Gomoiu M.T. Restoring the Black Sea in times of uncertainty // *Oceanogr.* 2005. Issue 18. P. 100–111.

Meeuwig J.J. Predicting coastal eutrophication from land-use: an empirical approach to small non-stratified estuaries // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1999. V. 176. P. 231–241.

Menesguen A. Modelling coastal eutrophication: the case of French *Ulva* mass blooms // *Sci. Total Environ. (Suppl.)*. 1992. V. 199. P. 979–992.

Mikaelyan A.S. Winter bloom of the diatom *Nitzschia delicatula* in the open waters of the Black Sea // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1995. V. 129. P. 241–251.

Mikaelyan A.S., Chasovnikov V.K., Kubryakov A.A., Stanichny S.V. Phenology and drivers of the winter-spring phytoplankton bloom in the open Black Sea: The application of Sverdrup's hypothesis and its refinements // *Prog. Oceanog.* 2017a. V. 151. P. 163–176.

Mikaelyan A.S., Shapiro G.I., Chasovnikov V.K. et al. Drivers of the autumn phytoplankton development in the open Black Sea // *J. Mar. Syst.* 2017b. V. 174. P. 1–11.

Mikaelyan A.S., Zatsepin A.G., Chasovnikov V.K. Long-term changes in nutrient supply of phytoplankton growth in the Black Sea // *J. Mar. Syst.* 2013. V. 117–118. P. 53–64.

Møller J.S. Water masses, stratification and circulation // *Eutrophication in Coastal Marine Ecosystems* / Eds. B.B. Jørgensen, K. Richardson. Washington, D.C.: American Geophysical Union, 1996. P. 51–66.

Moncheva S., Gotsis-Skretas O., Pagou K., Krastev A. Phytoplankton blooms in the Black Sea and Mediterranean coastal ecosystem subjected to anthropogenic eutrophication: similarities and differences // *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 2001. V. 53. P. 281–295.

Moncheva S., Krastev A. Some aspects of phytoplankton long-term alterations off Bulgarian Black Sea shelf // *Sensitivity to Change: Black Sea, Baltic Sea and North Sea* / Eds. E. Ozsoy, A. Mikaelyan. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 1997. P. 79–94.

Moncheva S., Petrova-Karadjova V., Palazov A. Harmful algal blooms along Bulgarian Black Sea coast and possible patterns of fish and zoobenthic mortalities // *Harmful Marine Algal Blooms: Proceedings of the Sixth International Conference on Toxic Marine Phytoplankton*. Paris, 1995. P. 193–198.

Morel A., Berton J.F. Surface pigments, algal biomass profiles, and potential production of the euphotic layer: relationships reinvestigated in view of remote-sensing applications // *Limnol. Oceanogr.* 1989. V. 34. P. 1545–1562.

Mosser J.L., Fisher N.S., Wurster C.F. Polychlorinated biphenyls and DDT alter species composition in mixed cultures of algae // *Science*. 1972. V. 176. P. 533–535.

Murray J.W., Codispoti L.A., Frederick G.E. Oxidation-reduction environments: the suboxic zone in the Black Sea // *Aquatic chemistry: interfacial and interspecies processes* / Eds. C.P. Huang, C.R. O'Melia, J.J. Morgan. ACS Adv. Chem. Ser. 1995. V. 244. P. 157–176.

Nathan T., Gypens N., Lancelot Ch. Evaluating the river de-eutrophication gain on the magnitude of *Phaeocystis* blooms in the southern North Sea between 1985 and 2005: a model study. 2006. URL: www.vliz.be/imisdocs/publications/218

Nehring D., Ærtebjerg G., Alenius P. et al. First Periodic Assessment of the State of the Marine Environment of the Baltic Sea Area, 1980–1985 / Ed. J. Lassing // *Background Document*. 1987. *Baltic Sea Environment Proceedings* 17B. P. 35–81.

Neilson B.J., Cronin L.E. *Estuaries and Nutrients*. Clifton, NJ: Humana Press, 1981. 643 p.

Nesterova D., Moncheva S., Mikaelyan A. et al. The State of Phytoplankton // *State of the Environment of the Black Sea (2001–2006/7)*. Istanbul: Black Sea Commission Publications, 2008. P. 173–200.

Newell R.I.E. Ecological changes in Chesapeake Bay: are they the result of overharvesting the American oyster, *Crassostrea virginica*? // *Understanding the estuary. Advances in Chesapeake Bay research*. US EPA CBP/TRS 24/88. Solomons, MD: CRC Publication 129. Chesapeake Bay Consortium. 1988. P. 536–546.

Ney J.J. Oligotrophication and its discontents: effects of reduced nutrient loading on reservoir fisheries // *American Fisheries Society Symposium*. 1996. V. 16. P. 285–295.

Nichols F.H., Cloern J.E., Luoma S.N., Peterson D.H. The modification of an estuary // *Science*. 1986. V. 231. P. 567–573.

Nielsen S.L., Sand-Jensen K., Borum J., Geertz-Hansen O. Phytoplankton, nutrients, and transparency in Danish coastal waters // *Estuaries*. 2002. V. 25. P. 930–937.

Nixon S.W. Physical energy inputs and the comparative ecology of lake and marine ecosystems // *Limnol. Oceanogr.* 1988. V. 33. P. 1005–1025.

Nixon S.W. Quantifying the relationship between nitrogen input and the productivity of marine ecosystems // *Proc. Advanced Marine Technology Conf. Tokyo, 1992*. V. 5 / Eds. M. Takahashi, K. Nakata, T.R. Parsons. P. 57–83.

Nixon S.W. Coastal marine eutrophication: a definition, social causes, and future concerns // *Ophelia*. 1995. V. 41. P. 199–219.

Nixon S.W. Eutrophication and the macroscope // *Hidrobiologia*. 2009. V. 659. P. 5–19.

Nixon S.W., Ammerman J.W., Atkinson L.P. et al. The fate of nitrogen and phosphorus at the land-sea margin of the North Atlantic Ocean // *Biogeochemistry*. 1996. V. 35. P. 141–180.

Nixon S.W., Oviatt C.A., Frithsen J., Sullivan B. Nutrients and the productivity of estuarine and coastal marine ecosystems // *J. Limnol. Soc. S. Afr.* 1986. V. 12. P. 43–71.

Nutrients and eutrophication in Danish marine waters. A Challenge for Science and Management / Eds. G. Ærtebjerg, J.H. Andersen, O.S. Hansen. Copenhagen: Ministry of the Environment, National Environmental Research Institute, 2003. 126 p.

Odum E.P. *Fundamentals of Ecology*. Philadelphia, London, Toronto: WB Saunders Company, 1971. 574 p.

Officer C.B., Ryther J.H. The possible importance of silicon in marine eutrophication // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1980. V. 3. P. 83–91.

Oguz T., Akoglu E., Salihoglu B. Current state of overfishing and its regional differences in the Black Sea // *Ocean Coast. Manag.* 2012a. V. 58. P. 47–56.

Oguz T., Cokacar T., Malanotte-Rizzoli P., Ducklow H.W. Climatic warming and accompanying changes in the ecological regime of the Black Sea during 1990s // *Glob. Biogeochem. Cycles*. 2003. V. 17. P. 1088 (doi:10.1029/2003GB002031).

Oguz T., Gilbert D. Abrupt transitions of the top-down controlled Black Sea pelagic ecosystem during 1960–2000: evidence for regime shifts under strong fishery exploitation and nutrient enrichment modulated by climate-induced variations // *Deep-Sea Res. Part I*. 2007. V. 54. P. 220–242.

Oguz T., Latun V.S., Latif M.A. et al. Circulation in the surface and intermediate layers of the Black Sea // *Deep-Sea Res.* 1993. V. 40. P. 1597–1612.

Oguz T., Salihoglu B., Fach B. A coupled plankton-anchovy population dynamics model assessing nonlinear controls of anchovy and gelatinous biomass in the Black Sea // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 2008. V. 369. P. 229–256.

Oguz T., Salihoglu B., Moncheva S., Abaza V. Regional peculiarities of community-wide trophic cascades in strongly degraded Black Sea food web // *J. Plank. Res.* 2012b. V. 34. P. 338–343.

Oguz T., Velikova V. Abrupt transition of the northwestern Black Sea shelf ecosystem from a eutrophic to an alternative pristine state // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 2010. V. 405. P. 231–242.

Oguz T., Velikova V., Cociasu A., Korchenko A. The state of eutrophication // *State of the Environment of the Black Sea (2001–2006/7)*. Istanbul: Black Sea Commission Publ., 2008. P. 83–112.

Oguz T. Nonlinear response of Black Sea pelagic fish stocks to over-exploitation // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 2007. V. 345. P. 211–228.

OSPAR (Oslo and Paris Conventions for Protection of the Marine Environment of the North-East Atlantic) 1998 / OSPAR Strategy to Combat Eutrophication (Reference number: 1998-18) (<http://www.ospar.org/eng/html/sap/eutstrat.htm>).

Oviat C., Keller A.A., Sampou P.A., Beatty L.L. Patterns of productivity during eutrophication: a mesocosm experiment // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1986. V. 28. P. 69–80.

Oviat C., Doering P., Nowicki B. et al. An ecosystem level experiment on nutrient limitation in temperate coastal marine environments // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1995. V. 116. P. 171–179.

Oxygen dynamics in the Chesapeake Bay. A synthesis of recent research / Eds. D.E. Smith, M. Leffler, G. Mackiernan. Maryland Sea Grant, College Park, 1992.

Ozsoy E., Ünlüata U. Oceanography of the Black Sea: a review of some recent results // *Earth-Sci. Rev.* 1997. V. 42. P. 231–272.

Paerl H.W., Rudek J., Mallin M.A. Stimulation of phytoplankton production in coastal waters by natural rainfall inputs: nutritional and trophic implications // *Mar. Biol.* 1990. V. 107. P. 247–254.

Panin N., Jipa D. Danube river sediment input and its interaction with the north-western Black Sea // *Estuar. Coas. Shelf Sci.* 2002. V. 54. P. 551–562.

Parr W., Volovik Y., Nixon S., Lipan I. Improving the Understanding of the Danube River Impact on the Status of the Black Sea // *UNDP-GEF Black Sea Ecosystem Recovery Project Report to the Black Sea-Danube Techn. Working Group*. Istanbul, Turkey, 2005. 114 p.

Parsons T.R., Lalli C.M. Jellyfish population explosions: revisiting a hypothesis of possible causes // *La Mer*. 2002. V. 40. P. 111–121.

Perdomo L., Ensminger I., Espinosa L.F. et al. The mangrove ecosystem of the Ciénaga Grande de Santa Marta (Colombia): observations on regeneration and trace metals in sediment // *Mar. Pollut. Bull.* 1998. V. 37. P. 393–403.

Peterson D.H., Schemel L.E., Smith R.E. et al. The flux of particulate organic carbon in estuaries: Phytoplankton productivity and oxygen consumption // US Geological Survey Water Supply Series, Selected Papers in the Hydrologic Sciences. Reston, VA, 1987. P. 41–49.

Petranu A., Apas M., Bodeanu N. et al. Status and evolution of the Romanian Black Sea coastal ecosystem // Environmental Degradation of the Black Sea: Challenges and Remedies / Eds. S.T. Beşiktepe, U. Ünlüata, A.S. Bologna. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 1999. P. 175–195.

Philippart C., Beukema J., Cadee G. et al. Impacts of nutrient reduction on coastal communities // Ecosystems. 2007. V. 10 (doi: 10.1007/s10021-006-9006-7).

Platt T., Caverhill C., Sathyendranath S. Basin-scale estimates of ocean primary production by remote sensing: the North Atlantic // J. Geophys. Res. 1991. V. 96. P. 15147–15159.

Prodanov K., Mikhailov K., Daskalov G. et al. Final Report of the Project “Environmental Management of Fish Resources in the Black Sea and Their Rational Exploitation” // General Fisheries Council for the Mediterranean, Studies and Reviews. 1997. No 68. 178 p.

Radach G., Berg J., Hagmeier E. Long-term changes of the annual cycles of meteorological, hydrographic, nutrient and phytoplankton time series at Helgoland and at LV ELBE 1 in the German Bight // Cont. Shelf Res. 1990. V. 10. P. 305–328.

Ragueneau O., Lancelot C., Egorov V. et al. Biogeochemical transformations of inorganic nutrients in the mixing zone between the Danube River and north-western Black Sea // Estuar. Coast. Shelf Sci. 2002. V. 54. P. 321–336.

Rask N., Pedersen S.T., Jensen M.H. Response to lowered nutrient discharges in the coastal waters around the island of Funen, Denmark // Hydrobiologia. 1999. V. 393. P. 69–81.

Redfield A.C., Ketchum B.H., Richards F.A. The influence of organisms on the composition of sea-water // The Sea. V. 2. New York: Interscience Publishers, 1963. P. 26–77.

Richardson K. Carbon flow in the water column. Case study: southern Kattegat // Eutrophication in coastal marine ecosystems / Eds. B.B. Jørgensen, K. Richardson. Washington, D.C.: American Geophysical Union, 1996. P. 179–203.

Richardson K., Christoffersen A. Seasonal distribution and production of phytoplankton in the southern Kattegat // Mar. Ecol. Prog. Ser. 1991. V. 78. P. 217–227.

Richardson K., Heilmann J.P. Primary production in the Kattegat: past and present // Ophelia. 1995. V. 41. P. 317–328.

Richardson K., Jørgensen B.B. Eutrophication: definition, history and effects // Eutrophication in Coastal Marine Ecosystems / Eds. B.B. Jørgensen, K. Richardson. Washington, D.C.: American Geophysical Union, 1996. P. 1–19.

Riegman R., Noordeloos A.A.M., Cadee G.C. Phaeocystis blooms and eutrophication of the continental coastal zones of the North Sea // Mar. Biol. 1992. V. 112. P. 479–484.

Riegman R., Rowe A., Noordeloos A.A.M., Cadee G.C. Evidence for eutrophication induced Phaeocystis sp. blooms in the Marsdiep area (the Netherlands) // Toxic phytoplankton blooms in the sea / Eds. T.J. Smayda, Y. Shimizu. Amsterdam: Elsevier, 1993. P. 799–805.

Rosenberg R. Eutrophication – the future marine coastal nuisance? // Mar. Pollut. Bull. 1985. V. 16. P. 227–231.

Rosenberg R. Negative oxygen trends in Swedish coastal bottom waters // Mar. Pollut. Bull. 1990. V. 21. P. 335–339.

Rossignol-Strick M. A marine anoxic event on the Brittany coast, July 1982 // J. Coast. Res. 1985. V. 1. P. 11–20.

Rothschild B.J., Ault J.S., Goulletquer P., Heral M. Decline of the Chesapeake Bay oyster populations: a century of habitat destruction and overfishing // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1994. V. 111. P. 29–39.

Rozhdestvenskiy A. On long-year dynamics of the most important hydrochemical indices in the Bulgarian part of the Black Sea // *Oceanology, BAS, Sofia.* 1990. V. 1. P. 9–18.

Rydberg L., Edler L., Floderus S., Graneli W. Interaction between supply of nutrients, primary production, sedimentation and oxygen consumption in the SE Kattegat // *Ambio.* 1991. V. 14. P. 134–141.

Ryther J.H. The ecology of phytoplankton blooms in Moriches Bay and Great South Bay, Long Island, New York // *Biol. Bullet.* 1954. V. 106. P. 198–209.

Sanden P., Hakansson B. Long-term trends in Secchi depth in the Baltic Sea // *Limnol. Oceanogr.* 1996. V. 41. P. 346–351.

Sanders J.G., Cibik S.J. Response of Chesapeake Bay phytoplankton communities to low levels of toxic substances // *Mar. Pollut. Bull.* 1988. V. 19. P. 439–444.

Scheffer M., Carpenter S., Foley J.A. et al. Catastrophic shifts in ecosystems // *Nature.* 2001. V. 413. P. 591–596.

Schindler D.W. Detecting ecosystem responses to anthropogenic stress // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1987. V. 44 (Suppl.). P. 6–25.

Seitzinger S.P., Giblin A.E. Estimating denitrification in North Atlantic continental shelf sediments // *Biogeochemistry.* 1996. V. 35. P. 235–260.

Sellner K.G., Olson M.M., Olli K. Copepod interactions with toxic and non-toxic cyanobacteria from the Gulf of Finland // *Phycologia.* 1996. V. 35. P. 177–182.

Sensitivity to Change: Black Sea, Baltic Sea and North Sea / Eds. E. Ozsoy, A. Mikaelyan. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 1997. 516 p.

Sfriso A., Marcomini A., Pavoni B., Orio A.A. Species composition, biomass, and net primary production in shallow coastal waters: the Venice Lagoon // *Bioresource Technol.* 1993. V. 44. P. 235–250.

Shiganova T., Musaeva E., Arashkevich E. et al. The State of Zooplankton // *State of the Environment of the Black Sea (2001–2006/7).* Istanbul: Black Sea Commission Publ., 2008. P. 201–246.

Shiganova T.A. Invasion of the Black Sea by the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* and recent changes in the pelagic community structure // *Fish. Oceanogr.* 1998. V. 7 (3/4). P. 305–310.

Shiganova T.A., Bulgakova Y.V., Volovik S.P. et al. The new invader *Beroe ovata* Mayer 1912 and its effect on the ecosystem in the northeastern Black Sea // *Hydrobiologia.* 2001. V. 451. P. 187–197.

Shushkina E.A., Nikolaeva G.G., Lukashova T.A. Changes in the structure of the Black Sea plankton community under the mass development of the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* (Agassiz) // *J. Gen. Biol.* 1990. V. 51. P. 54–60.

Skolka H.V. Les pigments assimilateurs du phytoplancton du littoral roumain de la mer Noire // *Rapporteur Communication International du Mer Meditteranee.* 1968. V. 19. P. 567–570.

Smyda T.J. Primary production and the global epidemic of phytoplankton blooms in the sea: a linkage? // *Novel phytoplankton blooms* / Eds. E.M. Cosper, V.M. Bricelj, E.J. Carpenter. Berlin: Springer-Verlag, 1989. P. 449–483.

Smit H., van de Velde G., Smits R., Coops H. Ecosystem responses in the Rhine-Meuse Delta during two decades after enclosure and steps toward estuary restoration // *Estuaries.* 1997. V. 20. P. 504–520.

Smith R.C., Baker K.S. Optical properties of the clearest natural waters (200–800 nm) // *Appl. Opt.* 1981. V. 20. P. 177–184.

Soetaert K., Middelburg J., Heip C. et al. Long-term change in dissolved inorganic nutrients in the heterotrophic Sheld Estuary (Belgium, The Netherlands) // *Limnol. Oceanogr.* 2006. V. 51. P. 409–423.

Šolid M., Krstulovic N., Marasovid I. et al. Analysis of time series of planktonic communities in the Adriatic Sea: distinguishing between natural and man-induced changes // *Oceanol. Acta.* 1997. V. 20. P. 131–143.

Sommer F., Stibor H., Sommer U., Velimirov B. Grazing by mesozooplankton from Kiel Bight, Baltic Sea, on different sized algae and natural seston size fractions // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 2000. V. 199. P. 43–53.

Sommer U. From algal competition to animal production: enhanced ecological efficiency of *Brachionus* with a mixed diet // *Limnol. Oceanogr.* 1998. V. 43. P. 1393–1396.

Sommer U., Adrian R., De Senerpont Domis L. et al. Beyond the plankton ecology group (PEG) model: mechanisms driving plankton succession // *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 2012. V. 43. P. 429–448.

Sommer U., Stibor H., Katechakis A. et al. Pelagic food web configurations at different levels of nutrient richness and their implications for the ratio fish production:primary production // *Hydrobiologia.* 2002. V. 484. P. 11–20.

Sorokin Y.I. The Black Sea. Ecology and Oceanography. Leiden: Backhuys Publishers, 2002. 875 p.

Stanev E.V., Beckers J.M., Lancelot C. et al. Coastal-open ocean exchange in the Black Sea: observations and modeling // *Estuar. Coas. Shelf Sci.* 2002. V. 54. P. 601–620.

STECF. Report of the Scientific, Technical and Economic Committee for Fisheries, Assessment of Black Sea Stocks (STECF 13-20) / Eds. D. Sampson, A. Charef, C. Osio. Luxembourg: Publications Office of the European Union, 2013. EUR 25309 EN, JRC 85367. 429 p.

STECF. Report of the Scientific, Technical and Economic Committee for Fisheries of Black Sea Assessments (STECF-15-16) / Eds. A. Paulrud, N. Carvalho, A. Borrello, A. Motova. Luxembourg: Publications Office of the European Union, 2015. EUR 27517 EN, JRC 98095. 284 p.

Stelmakh L.V., Yunev O.A., Finenko Z.Z. et al. Peculiarities of seasonal variability of primary production in the Black Sea // *Ecosystem modeling as a management tool for the Black Sea, Vol I* / Eds. L. Ivanov, T. Oguz. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 1998. P. 93–104.

Stockner J.G., Rydin E., Hyenstrand P. Cultural oligotrophication: causes and consequences for fisheries resources // *Fisheries.* 2000. V. 25. P. 7–14.

Sur H., Ozsoy E., Ilyin Y.P., Ünlüata U. Coastal/deep interactions in the Black Sea and their ecological/environmental impacts // *J. Mar. Syst.* 1996. V. 7. P. 293–320.

Sur H., Ozsoy E., Ünlüata U. Boundary current instabilities, upwelling, shelf mixing and eutrophication processes in the Black Sea // *Progr. Oceanogr.* 1994. V. 33. P. 249–302.

Tatara K. Utilization of the biological production in eutrophicated sea areas by commercial fisheries and environmental quality standard for fishing ground // *Mar. Pollut. Bull.* 1991. V. 23. P. 315–319.

The Danish marine environment: has action improved its state? Marine research programme HAV90. Havforskning fra Miljastyrelsen Nr. 62 / Ed. P.B. Christensen. Copenhagen: Danish Environmental Protection Agency, 1998.

The Eastern Mediterranean as a Laboratory Basin for the Assessment of Contrasting Ecosystems / Eds. P. Malanotte-Rizzole, V.N. Eremeev. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 1999. 521 p.

Tilman D., Kiesling R., Sterner R.W. et al. Green, bluegreen and diatom algae: taxonomic differences in competitive ability for phosphorous, silicon and nitrogen // *Arch. Hydrobiol.* 1986. V. 106. P. 473–485.

Tugrul S., Basturk O., Saydam C., Yilmaz A. Changes in the hydrochemistry of the Black Sea inferred from water density profiles // *Nature*. 1992. V. 359. P. 137–139.

Ünlüata U., Aubrey D.G., Belberov Z. et al. International program investigates the Black Sea // *EOS Trans. Am. Geophys. Un.* 1993. V. 74. P. 401/407/412.

Valiela I. Couplings of watersheds and coastal waters: sources and consequences of nutrient enrichment in Waquoit Bay, Massachusetts // *Estuaries*. 1992. V. 15. P. 443–457.

Valiela I., McClelland J., Hauxwell J. et al. Macroalgal blooms in shallow estuaries: controls and ecophysiological and ecosystem consequences // *Limnol. Oceanogr.* 1997. V. 42. P. 1105–1118.

van Katwijk M.M., Vergeer L.H.T., Schmitz G.H.W., Roelofs J.G.M. Ammonium toxicity in eelgrass *Zostera marina* // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1997. V. 157. P. 159–173.

Velikova V. Long-term study of red tides in the Western part of the Black Sea and their ecological modeling Harmful algae / Eds. B.Reguera, J.Blanco, M.L. Fernandez, T.Wyatt // Xunta de Galicia Intergovernmental Oceanographic Commission of UNESCO, 1998. P. 261–265.

Velikova V., Mihneva V. High and low energy ecosystem structure in terms of regime shifts: examples from the Western Black Sea // Large-scale disturbances (regime shifts) and recovery in aquatic ecosystems: challenges for management towards sustainability / Eds. V. Velikova, N. Chipev. Unesco-Roste/BAS Workshop on Regime Shifts, 14–16 June, 2005. Varna, Bulgaria. P. 42–57.

Velikova V., Moncheva S., Petrova D. Phytoplankton dynamics and redtides (1987–1997) in the Bulgarian Black Sea // *J. Water Sci. Technol.* 1999. V. 39. P. 27–36.

Vieira M.E.C., Chant R. On the contribution of subtidal volume fluxes to algal blooms in Long Island estuaries // *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 1993. V. 36. P. 15–29.

Vinogradov M.E., Shushkina E.A., Mikaelyan A.S., Nezlin N.P. Temporal (seasonal and interannual) changes of ecosystem of the open waters of the Black Sea // *Environmental Degradation of the Black Sea: Challenges and Remedies* / Eds. S.T. Beşiktepe, U. Ünlüata, A.S. Bologna. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 1999a. P. 109–129.

Vinogradov M.E., Shushkina E.A., Nezlin N.P. et al. Correlation between different parameters of the ecosystem of the epipelagic zone of the World Ocean // *Oceanology*. 1999b. V. 39. P. 54–63.

Vitousek P.M., Mooney H.A., Lubchenco J., Melillo J.M. Human domination of Earth's ecosystems // *Science*. 1997. V. 277. P. 494–499.

Vladimirov V.L., Beşiktepe S.T., Aubrey D.G. Database and database management system of the TU-Black Sea Project // *Environmental degradation of the Black Sea: challenges and remedies* / Eds. S.T. Beşiktepe, U. Ünlüata, A.S. Bologna. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 1999. P. 291–301.

Vladimirov V.L., Mankovsky V.I., Solovov M.V. et al. Hydro-optical studies of the Black Sea: history and status // *Environmental degradation of the Black Sea: challenges and remedies* / Eds. S.T. Beşiktepe, U. Ünlüata, A.S. Bologna. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 1999. P. 245–256.

Vollenweider R.A. Advances in defining critical loading levels of phosphorus in lake eutrophication // *Mem. 1st Ital. Idrobiol.* 1976. V. 33. P. 53–83.

Wasmund N. Ecology and bioproduction in the microphytobenthos of the chain of shallow inlets (Boddens) south of the Darss-Zingst peninsula (Southern Baltic Sea) // *Int. Rev. gesamt Hydrobiol.* 1986. V. 71. P. 153–178.

Wasmund N., Andrushaitis A., Lysiak-Pastuszek E. et al. Trophic status of the south-eastern Baltic Sea: a comparison of coastal and open areas // *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 2001. V. 53. P. 849–864.

Weaver M.J., Magnuson J.J., Clayton M.K. Distribution of littoral fishes in structurally complex macrophytes // Can. J. Fish Aquat. Sci. 1997. V. 54. P. 2277–2289.

Yamamoto T. The Seto Inland Sea – Eutrophic or oligotrophic? // Mar. Poll. Bull. 2003. V. 47. P. 37–42.

Yayla M.K., Yilmaz A., Morkoc E. The dynamics of nutrient enrichment and primary production related to the recent changes in the ecosystem of the Black Sea // Aquat. Ecosyst. Health Manag. 2001. V. 4. P. 31–49.

Yilmaz A., Yunev O., Vedernikov V. et al. Unusual temporal variations in the spatial distribution of chlorophyll *a* in the Black Sea during 1990–1996 // Ecosystem modeling as a management tool for the Black Sea. V. I / Eds L. Ivanov, T. Oguz. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 1998. P. 105–120.

Yin K., Harrison P.J., Chen J. et al. Red tides during spring 1998 in Hong Kong: is El Nino responsible? // Mar. Ecol. Prog. Ser. 1999. V. 187. P. 289–294.

Yunev O., Velikova V., Carstensen J. Effects of changing nutrient inputs on the ratio of small pelagic fish stock and phytoplankton biomass in the Black Sea // Estuar. Coast. Shelf Sci. 2017a. V. 197. P. 173–184.

Yunev O., Velikova V., Carstensen J. Reconstructing the trophic history of the Black Sea shelf // Cont. Shelf Res. 2017b. V. 150. P. 1–9.

Yunev O.A. Eutrophication and annual primary production of phytoplankton in the deep-water part of the Black Sea // Oceanology. 2011. V. 51. P. 616–625.

Yunev O.A., Carstensen J., Moncheva S. et al. Nutrient and phytoplankton trends on the western Black Sea shelf in response to cultural eutrophication and climate changes // Estuar. Coast. Shelf Sci. 2007. V. 74. P. 63–76.

Yunev O.A., Finenko Z.Z. Chlorophyll-*a* vertical distribution in the north Indian Ocean // Biogeochemical Processes in the Arabian Sea: Proc. of U.S.-C.I.S.: Arabian Sea Workshop, Sevastopol, Ukraine, Sept., 1993. P. 93–97.

Yunev O.A., Finenko Z.Z., Vedernikov V.I., Yilmaz A. Vertical chlorophyll distribution in the Eastern Mediterranean and Black Sea: quantitation description, connection between parameters, statistical estimation // Oceanography of the Eastern Mediterranean and Black Sea. Similarities and differences of two interconnected basins (Athens, Greece, 23–26 Feb., 1999). The Institute of Oceanography, Nat. Centre for Mar. Res., Athens. 1999a. P. 44–45.

Yunev O.A., Moncheva S., Carstensen J. Long-term variability of vertical chlorophyll *a* and nitrate profiles in the open Black Sea: eutrophication and climate change // Mar. Ecol. Prog. Ser. 2005. V. 294. P. 95–107.

Yunev O.A., Ostrovskaya N.A., Finenko Z.Z. Type definition of vertical chlorophyll distribution in contrasting zones of the Mediterranean // The Eastern Mediterranean as a Laboratory Basin for the Assessment of Contrasting Ecosystems / Eds. P. Malanotte-Rizzoli, V.N. Eremeev. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 1999b. P. 65–80.

Yunev O.A., Vedernikov V.I., Basturk O. et al. Long-term variations of surface chlorophyll *a* and primary production in the open Black Sea // Mar. Ecol. Prog. Ser. 2002. V. 230. P. 11–28.

Yunev O.A. Typization and parameterization of vertical distribution of chlorophyll in the different regions of the World Ocean // Proc. Pacific Ocean Remote Sensing Conf. (PORSEC-94). Vol. 2. Melbourne, Australia, March 1–4, 1994. P. 57–63.

Zaitsev Y.P. Cultural eutrophication of the Black Sea and other South European Seas // La mer. 1991. V. 29. P. 1–7.

Zaitsev Y.P. Eutrophication in the Black Sea waters // International Workshop on the Black Sea: Focus on the western Black Sea Shelf. New York, 1992. P. 251–279.

Zaitsev Y.P. Impacts of eutrophication on the Black Sea fauna // Fisheries and Environment Studies in the Black Sea System. General Fisheries Council for the Mediterranean, FAO, Rome, 1993. P. 59–86.

Zaitsev Y.P., Alexandrov B.G. Recent man-made changes in the Black Sea ecosystem // Sensitivity to Change: Black Sea, Baltic Sea and North Sea / Eds. E. Ozsoy, A. Mikaelyan. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 1997. P. 25–32.

Zimmerman A.R., Canuel E.A. A geochemical record of eutrophication and anoxia in Chesapeake Bay sediments: anthropogenic influence on organic matter composition // Mar. Chem. 2000. V. 69. P. 117–137.

Zingone A., Casotti R., d'Alcala M.R. et al. 'St Martin's Summer': the case of an autumn phytoplankton bloom in the Gulf of Naples (Mediterranean Sea) // J. Plankton Res. 1995. V. 17. P. 575–593.

УСЛОВНЫЕ СОКРАЩЕНИЯ И ОБОЗНАЧЕНИЯ

Z_M^N – глубина залегания глубинного максимума нитратов.

Z_M^C – глубина залегания летнего глубинного максимума хлорофилла a .

ΣN – суммарная концентрация нитратов, нитритов и аммония.

C_{org} – органический углерод.

dN/dZ – градиент концентрации нитратов в слое между глубинными максимумами нитратов и хлорофилла a .

N – азот.

N_M – концентрация нитратов в глубинном максимуме.

P – фосфор.

Q-фактор – отношение суммарных запасов мелких пелагических рыб анчоуса и шпрота к суммарной биомассе фитопланктона.

R – отношения увеличений летней, осенней и зимней первичных продукций к увеличению весенней продукции фитопланктона.

Si – кремний.

$Z_{дс}$ – глубина видимости диска Секки.

БФ – биомасса фитопланктона.

ГНФ – гетеротрофные нанофлагелляты.

ГПП – годовая первичная продукция.

$ГПП_0$ – годовая первичная продукция в начальном периоде.

$ГПП_{max}$ – годовая первичная продукция в период интенсивной эвтрофикации.

КЭ – кинетическая энергия течений.

МПР – мелкие пелагические рыбы.

ОРС – объем речного стока.

ОЧТ – Основное Черноморское течение.

$ПП_0$ – интегральная сезонная первичная продукция в начальном периоде.

$ПП_{max}$ – интегральная сезонная первичная продукция в период интенсивной эвтрофикации.

РОВ – растворенное органическое вещество.

Р-РО₄ – концентрация фосфатов.

C_0 – концентрация хлорофилла a в поверхностном слое.

C_M – концентрация хлорофилла a в летнем глубинном максимуме.

СО – стандартное отклонение.

УГПП – увеличение годовой первичной продукции ($ГПП_{max} / ГПП_0$).

УПП_в – увеличение первичной продукции весной.

УПП_з – увеличение первичной продукции зимой.

УПП_л – увеличение первичной продукции летом.

УПП_о – увеличение первичной продукции осенью.

Хл a – хлорофилл a .

ХПС – Холодный промежуточный слой.

σ_t – условная плотность.

ГЛОССАРИЙ

Абиотические факторы – компоненты и явления неживой, неорганической природы, прямо или косвенно воздействующие на живые организмы.

Автотрофный – питающийся неорганическими веществами.

Автохтонное органическое вещество – первичное органическое вещество, синтезированное внутри самого водоема за счет фотосинтетической активности водорослей.

Адвекция – перемещение водных масс в горизонтальной плоскости.

Аммоний (NH_4^+) – соединение азота (однозарядный катион), входящее в состав солей аммония и относящееся к биогенным веществам.

Анаэробный – существующий или протекающий в отсутствие кислорода.

Аноксия – явление отсутствия кислорода в какой-либо экосистеме.

Антициклонические станции – станции, расположенные в районах с преобладанием антициклонического (опускания вод) типа циркуляции.

Антициклонический тип циркуляции вод – система движения вод в верхних слоях моря от периферии к центру района и опускание их в центральной части в нижележащие слои.

Антропогенный – порожденный деятельностью человека.

Апвеллинг – подъем глубинных вод к поверхности.

Аэробный – связанный с потреблением кислорода в процессе дыхания, газообмена организма.

Батиметрия – совокупность данных о глубинах водного объекта.

Бентос – совокупность организмов, обитающих на грунте и в грунте дна водоемов.

Биогенные элементы (вещества) – химические элементы (вещества), необходимые живым организмам для обеспечения нормальной жизнедеятельности. Например, водорослям прежде всего необходимы: азот, входящий в состав нитратов, нитритов и аммония, фосфор в составе фосфатов и кремний – силикатов.

Биотический – присущий живым организмам.

Галоклин – слой воды, в котором соленость резко изменяется с глубиной (наблюдается большой вертикальный градиент солености).

Гетеротрофный – питающийся органическими веществами.

Гетеротрофные наноплагелляты – мелкие эукариотные одноклеточные организмы размером менее 20 мкм, обладающие одним или несколькими жгутиками, питаются в основном гетеротрофными бактериями и пикофитопланктоном.

Гипоксия – пониженное содержание кислорода.

Годовая первичная продукция – интегральная первичная продукция 12 месяцев года.

Гребневики – желетелые морские животные, передвигающиеся при помощи состоящих из ресничек «гребней».

Дельта реки – сложенная речными наносами низменность в низовьях реки, прорезанная разветвленной сетью рукавов и протоков.

Денитрификация – сумма микробиологических процессов восстановления нитратов до нитритов и далее до газообразных оксидов и молекулярного азота.

Диатомовые водоросли – группа одноклеточных водорослей, отличающаяся наличием у клеток своеобразного «панциря», состоящего из диоксида кремния.

Диск Секки – устройство для измерения прозрачности воды по глубине погружения диска.

Диффузионный поток – поток вещества, обусловленный молекулярной диффузией.

Зимняя конвекция водных масс – процесс, когда верхний слой моря остывает, становится тяжелее и опускается вниз, и, наоборот, нижний слой, становится легче в столбе воды из-за более высокой температуры и всплывает, после чего процесс повторяется снова и снова.

Зоопланктон – водные животные, которые не могут противостоять течениям и пассивно переносятся вместе с водными массами.

Изопикническая поверхность – поверхность равной плотности воды.

Изопикна – изолиния, соединяющая точки равной плотности.

Изотермический слой воды – слой, в котором температура воды с увеличением глубины не меняется.

Изотропия – одинаковость физических свойств во всех направлениях.

Квазистационарный – относительно медленно (незначительно) меняющийся.

Квазистабильный – относительно устойчивый, но не обладающий полной стабильностью.

Кокколитофориды – группа одноклеточных планктонных водорослей, образующих на поверхности известковые пластинки – кокколиты.

Концептуальный – имеющий серьезное самостоятельное понимание явления.

Копеподы – веслоногие ракообразные, подкласс ракообразных из класса Максиллоподов, являются важнейшим компонентом зоопланктона морей и континентальных водоемов.

«Красный прилив» – общепринятое название частного случая цветения фитопланктона, вызванного вспышкой численности морских динофлагеллят.

Кривая Гаусса – графическое отображение нормального эмпирического статистического распределения, по форме напоминающее колокол.

Купол циклонического круговорота – элемент куполообразного распределения изохалинных и изопикнических поверхностей в циклонических круговоротах.

Лимнология – наука о физических, химических и биологических аспектах озер и других пресных водоемов.

Метаболизм – процесс обмена веществ в организме.

Микробная «петля» – часть пищевой сети в пелагиали, состоящая из бактерий, простейших и микрозоопланктона. Организмы в микробной «петле» передают энергию от растворенного органического углерода обратно к копеподам.

«Нейтральные» станции – станции, условно отнесенные к нейтральным районам по отношению к процессам подъема или опускания вод.

«Новая» продукция – первичная продукция, создаваемая благодаря нитратам, поступающим в зону фотосинтеза извне.

«Новые» нитраты – нитраты, поступающие в зону фотосинтеза извне.

Оксиклин – слой воды с резким изменением вертикального профиля кислорода (наблюдается большой вертикальный градиент кислорода).

Олиготрофные – применяется к водам, которые бедны биогенными веществами и имеют низкую первичную продукцию.

Основное Черноморское течение – наиболее интенсивное и хорошо выраженное звено циркуляции Черного моря, расположенное над континентальным склоном и разграничивающее море на две динамические области: узкую прибрежную зону с сильной антициклонической завихренностью течений и обширную область слабой циклонической завихренности в открытой части моря.

Пелагиаль – зона моря, не находящаяся в непосредственной близости от дна.

Первичная продукция – величина, характеризующая прирост количества органического вещества, которая оценивается по количеству углерода, связанного фитопланктоном за определенное время и в расчете на единицу площади. ^{14}C метод, обычно используемый для получения величины первичной продукции, не разделяет «новую» и «регенерированную» продукцию.

Пикноклин – резкий скачок плотности воды на глубине ниже перемешанного слоя.

«Регенерированная» продукция – первичная продукция, которая создается за счет регенерированных в зоне фотосинтеза нитратов.

Сезонный термоклин – зона резкого изменения температуры воды в море под верхним квазигомогенным слоем, обычно в теплое время года.

Сине-зеленые водоросли = цианобактерии.

Стратификация вод – разделение водной толщи водоема на слои различной плотности.

Субкислородная зона – слой с низкими концентрациями кислорода (3–5 μM), расположенный под слоем оксиклина и над слоем сосуществования кислорода и сероводорода («С-слоем»).

Суточная первичная продукция = первичная продукция.

Трофическая (пищевая) сеть – пищевые отношения групп организмов в сообществе, где все живые существа являются объектами питания других.

Трофическая (пищевая) цепь – ряд взаимоотношений между группами организмов (растений, животных, микроорганизмов), при которых происходит перенос вещества и энергии путем поедания одних особей другими.

Трофический (пищевой) уровень – совокупность организмов, объединяемых типом питания.

Трофность – характеристика водоема по его биологической продуктивности, обусловленной содержанием биогенных элементов.

Турбулентия – явление, когда при увеличении интенсивности течения жидкости в среде самопроизвольно образуются многочисленные нелинейные волны и обычные, линейные различных размеров, без наличия внешних, случайных, возмущающих среду сил.

«Филлофорное поле Зернова» – колоссальное скопление красной водоросли филлофоры (площадью более 10 000 км²) в акватории Черного моря на северо-западном шельфе.

Фитопланктон – часть планктона, которая может осуществлять процесс фотосинтеза.

Фотический слой – освещаемая солнцем верхняя толща воды водоема, в которой, благодаря фотосинтетической жизнедеятельности фитопланктона и высших растений происходит фотосинтез.

Хлорофилл *a* – особая форма зеленого пигмента, используемая растениями для фотосинтеза, сопровождающегося выделением кислорода в качестве побочного продукта. Чаще всего используется как приемлемый индикатор биомассы фитопланктона.

Холодный промежуточный слой – слой минимальных температур воды между сезонным и постоянным пикноклинами.

Цветение фитопланктона – быстрое размножение, как правило, одного или небольшого числа видов водорослей, ведущее к увеличению биомассы фитопланктона и вызывающее изменение цвета воды.

Цианобактерии – одноклеточные, колониальные или нитчатые бактерии. Имеют сходство с водорослями, поскольку способны к фотосинтезу. Называются также сине-зелеными водорослями.

«Циклонические» станции – станции, расположенные в районах с преобладанием циклонического (подъема вод) типа циркуляции.

Циклонический тип циркуляции вод – система движения вод в верхних слоях моря из центральной части района к периферии и опускание их на периферии в нижележащие слои. При циклонической циркуляции изолинии всех физико-химических характеристик воды поднимаются в направлении от периферии к центру, и водная толща имеет так называемое куполообразное строение.

Шельф – прибрежная мелководная зона моря (глубиной до 200 м).

Эвфотический слой = фотический слой.

Экотрофная эффективность – часть продукции каждой группы организмов пищевой сети, которая утилизируется в экосистеме.

Элементное соотношение Si:N:P – соотношение неорганических элементов в морской воде, совпадающее с их соотношением в фитопланктоне (так называемое соотношение Редфилда) и равное 23Si:16N:1P, которое является оптимальным для нормальной жизнедеятельности фитопланктона.

Элиминация – процесс устранения от размножения отдельных особей в результате различных факторов.

Эмпирический – основанный на опыте.

Эстуарий – воронкообразное однорукавное устье реки, расширяющееся в сторону моря.

In situ – рассмотрение явления именно в том месте, где оно происходит, т.е. без перемещения в специальную среду.

Научное издание

О. А. Юнев, С. К. Коновалов, В. Великова

**Антропогенная эвтрофикация
в пелагической зоне Черного моря:
долговременные тренды, механизмы, последствия**

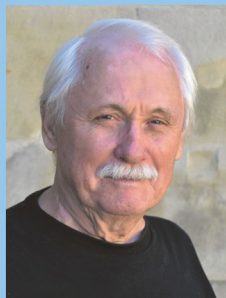
Редактор издательства *Л.В. Филиппова*

Компьютерная верстка *А.Н. Кураленко-Балакирев*

ООО «Издательство ГЕОС»
129315, Москва, 1-й Амбулаторный пр-д, 7/3-114.
Тел./факс: (495) 959-35-16, (499) 152-19-14, 8-926-222-30-91.
E-mail: geos-books@yandex.ru, www.geos-books.ru

ООО ИПК «Панорама»
Подписано к печати 08.08.2019.
Формат 70×100 1/16. Бумага офсетная.
Печать офсетная. Уч.-изд. л. 15,0. Тираж 300 экз.

Отпечатано в полном соответствии с представленным электронным оригинал-макетом в ОАО «Альянс «Югполиграфиздат», ООО ИПК «Панорама»
400001, г. Волгоград, ул. КИМ, 6



Олег Алексеевич Юнев – доктор биологических наук по специальности гидробиология, ведущий научный сотрудник Института биологии южных морей имени А.О. Ковалевского, РАН (г. Севастополь). С середины 1970-х по начало 1990-х гг. принимал участие во многих экспедициях в Атлантический и Индийский океаны, с середины 1990-х гг. основным регионом исследования является Черное море. Область настоящих интересов – многолетние изменения экосистемных характеристик, фокусированных на исследование антропогенной эвтрофикации морских экосистем.



Сергей Карлович Коновалов – доктор географических наук по специальности океанология, чл.-корр. РАН по специальности океанология, чл.-корр. НАНУ по специальности региональная гидрохимия, директор Морского гидрофизического института РАН (Севастополь). Наиболее важными достижениями, получившими широкое международное признание, являются развитие представлений о формировании и эволюции биогеохимической структуры Черного моря и адаптации гидрохимической структуры моря к антропогенной нагрузке и наблюдаемым изменениям климата. Область настоящих интересов – исследование и параметризация физических, геохимических и биогеохимических процессов, построение концептуальных и численных моделей эволюции гидрохимических составляющих экосистемы Черного моря.



Виолета Великова – болгарский океанолог, кандидат биологических наук. В 1990-х гг. заведовала лабораториями экологии в Украинском научном центре экологии моря (г. Одесса) и гидробиологии в Институте рыбных ресурсов (г. Варна, Болгария); в 2000-х гг. проходила постдокторантуру в Витс Университете (г. Йоханнесбург, Южная Африка) и была исполнительным секретарем Черноморской Комиссии (г. Стамбул, Турция). На протяжении более 30-ти лет также сотрудничала на региональном и мировом уровнях с такими организациями как: EC, UNDP, UNESCO, IUCN, ACCOBAMS, HELCOM, Barcelona Convention и др. Область интересов – математическое моделирование морских экосистем, анализ состояния морей и изменения биоразнообразия, интегрированное управление прибрежными зонами, наземными и морскими источниками загрязнения.